

AUS DEM BOTANISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT BASEL

ZELLVERMEHRUNG UND KOLONIEBILDUNG BEI EINIGEN SCENEDESMACEEN

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VORGELEGT VON

EMANUEL GROSSMANN

AUS BASEL



1920

DRUCK VON JULIUS KLINKHARDT IN LEIPZIG

Genehmigt von der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. G. Se
und Dr. Fr. Zschokke.

Basel, den 13. Februar 1919.

Prof. Dr. A. Bernoulli, Dekan i.

Zellvermehrung und Koloniebildung bei einigen Scenedesmaceen.

Von

Emanuel Großmann aus Basel.

Mit 3 Tafeln und 4 Figuren im Text.

I. Einleitung.

Die auffallende Erscheinung formativer Veränderungen pflanzlicher Organismen bei verschiedenen Individuen derselben Spezies hat seit jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Das Verdienst, die Frage nach dem kausalen Zusammenhang zwischen Außenwelt und Formveränderung bei Algen in Fluß gebracht zu haben, fällt Klebs (1896) zu, der in seinen Arbeiten über die Fortpflanzungsphysiologie bei Algen und Pilzen die Faktoren untersuchte, welche die Bildung der Fortpflanzungsorgane und die Auslösung des Fortpflanzungsprozesses bedingen. Die Tatsache, daß in der Natur gewisse Grünalgen sowohl als Einzelzellen als auch im Kolonieverbände auftreten, veranlaßte Senn in seiner Arbeit: „Über einige koloniebildende einzellige Algen“ (1899) diese Frage näher zu untersuchen. In neuerer Zeit zogen hauptsächlich die Untersuchungen Chodats (1913) und seiner Schüler die Aufmerksamkeit auf sich, der von der Frage nach dem Polymorphismus ausgehend an das Problem der Formveränderung bei Algen herantrat. Besonders möchte ich hier die Arbeit von Tscharna Rayß (1915) hervorheben, welche die Variabilität von *Coelastrum proboscideum* auf Grund der Ostwald'schen Planktontheorie (1902) als zweckmäßige Anpassung an das Planktonleben erklären will.

Liegen über formative Veränderungen bei Algen im allgemeinen viele und interessante Versuche vor, so bilden sie doch erst die Grundlagen für weitere Untersuchungen. Insbesondere sind die Resultate und Erklärungen über die Ursachen der Formveränderung zum

Teil noch recht widersprechend. Dies veranlaßte mich auf Anregung von Herrn Prof. G. Senn, aus der reichen Fülle der Probleme dasjenige der Koloniebildung neuen Versuchen zu unterziehen. Die Versuchsalgen waren *Scenedesmus acutus* und *Scenedesmus caudatus*, sowie *Coelastrum proboscideum* und *Coelastrum reticulatum*.

Die Koloniebildung der Algen kann bedingt werden, einerseits durch spezifische, erbliche Eigenschaften des Individuums, anderseits durch die Einwirkung äußerer Faktoren. Meine Aufgabe bestand darin, den Einfluß der äußern Bedingungen auf die Bildung von Einzelzellen und von Kolonien zu untersuchen.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Basel unter Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Senn ausgeführt.

Es sei meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle mein herzlichster Dank ausgesprochen für das rege Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegenbrachte.

II. Methodischer Teil.

- Seit den Untersuchungen von Klebs und seinen Schülern hat sich immer mehr die Erkenntnis Bahn gebrochen, daß „Reinkulturen“ die unerläßliche Grundlage für physiologische Untersuchungen bilden. Voraussetzung für eine Reinkultur ist, daß darin nur eine einzige Spezies enthalten ist und daß alle darin enthaltenen Individuen von einer einzigen Mutterzelle abstammen, also einen „reinen Zweig“ (Klon) und eine einheitliche „physiologische Rasse“ bilden. Während die Algenkulturen von Klebs und seinen Schülern diese Bedingungen wenigstens in bezug auf die Algen erfüllten, waren in ihnen Bakterien und eventuell auch Pilze nicht völlig ausgeschlossen. Da aber diese Organismen mit Algen nicht verwechselt werden können, bildeten sie bei der Behandlung der Frage nach der Variabilität der Algen keine Fehlerquelle, wohl aber verbot ihre Anwesenheit die Verwendung organischer Kulturmedien. Chodat und seine Schüler haben diesen Nachteil durch die Herstellung absolut reiner, auch bakterienreiner Kulturen beseitigt und dadurch bei der Wahl ihrer Kulturmedien einen viel größeren Spielraum gewonnen.

Zu diesem Zwecke habe auch ich mit absolut reinen Kulturen gearbeitet. *Scenedesmus acutus* und *Scenedesmus caudatus* wurden mir von Herrn Prof. Senn in dankenswerter Weise in bakterienfreier Reinkultur zur Verfügung gestellt. *Coelastrum proboscideum* und

Coelastrum reticulatum mußte ich zuerst noch in Reinkulturen überführen. Zu diesem Zwecke wurde mittels steriler Pipette eine Algenkolonie isoliert, in einen Hängetropfen gebracht und dort auf Algenreinheit geprüft. Hatten sich die Zellen genügend vermehrt, so wurden sie in eine sterile Nährlösung übergeimpft. Aus dieser algenreinen Kultur wurde dann Agar, welcher einige Tage mit 2% reiner Salzsäure behandelt und dann mit Leitungswasser dialysiert worden war, beimpft und nach dem in der Bakteriologie gebräuchlichen Verfahren Agarplatten gegossen, woraus die sterilen Zellaggregate nach einiger Zeit isoliert und in eine sterile Nährlösung übergeführt wurden.

Für meine Versuche verwendete ich die allen vier Algen gut zusagende, altbewährte, schwachsaure Knop'sche Nährlösung in folgender Zusammensetzung.

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,00 g
$\text{MgSO}_4 + 7\text{H}_2\text{O}$	0,25 g
KNO_3	0,25 g
KH_2PO_4	0,25 g
Fe_2Cl_6	in Spuren
Regenwasser	998,25 g

0,175% Lösung = 1000,00 g

In Anlehnung an die Ausdrucksweise von Chodat soll diese Stamm-lösung die Bezeichnung: 1. K. N. (Konzentration 1 der Knop'schen Nährlösung) führen. Durch entsprechende Verdünnung erhält man $\frac{1}{2}$ K. N. usw. Gegenüber der Detmer'schen Nährlösung hat diejenige von Knop den Vorteil, daß bei ihr das hygroskopische CaCl_2 , durch das leichter abwägbare $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ersetzt ist.

Beim Sterilisieren der Nährlösung muß darauf geachtet werden, daß ein Ausfallen der Salze vermieden wird, werden doch dadurch physikalische und chemische Eigenschaften der Nährlösung, wie Konzentration, plasmolytischer Wert usw., wesentlich, jedoch in durchaus unkontrollierbarer Weise verändert. Aus diesem Grunde habe ich die Nährlösung stets vorsichtig pasteurisiert.

Alle Versuche wurden, wo nicht anders angegeben, in 30-cem-Erlenmeierkölbchen, welche 12 cem Nährlösung enthielten, ausgeführt. Die Kölbchen bestanden alle aus derselben Glassorte, was wichtig ist, da letztere die Zellvermehrung und die Form beeinflussen kann.

Das Impfmateriel stammte aus Kulturen von $\frac{1}{3}$ K. N., und bestand meistens aus einem Gemisch von Einzelzellen und Kolonien. Wie

Kontrollversuche ergaben, ist es für das Endresultat eines Versuches gleichgültig, ob das Ausgangsmaterial aus Einzelzellen oder Kolonien allein oder aus einer Mischung beider besteht. Alle Kölbchen einer Versuchsserie wurden mit einer sterilen Platinöse oder Pipette möglichst gleichmäßig beimpft, und zwar so, daß das verimpfte Material mit bloßem Auge kaum sichtbar war.

Da die Feststellung der Versuchsergebnisse durch bloße Beschreibung und Zeichnung, wie sie Rayß anwandte, stets unsicher bleiben muß, galt es zunächst eine Methode zu suchen, welche erlaubte, das zahlenmäßige Verhältnis zwischen Einzelzellen und Kolonien festzustellen und auch zu bestimmen, wie sich die Zahl der Einzelzellen zur Zellenzahl im Kolonieverbande verhält. Eine sichere, wenn auch etwas zeitraubende Methode besteht darin, mit Hilfe einer Zählkammer die Anzahl der Algenindividuen und ihre Zellenzahl zu bestimmen. Sehr gut eignet sich hierzu das Zeiß'sche Hämatozytometer, insbesondere für die relativ kleinen Algen: *Scenedesmus acutus* und *Scenedesmus caudatus*. Für *Coelastrum proboscideum* und *Coelastrum reticulatum* habe ich besondere Zählkammern mit größerem Zählfeld konstruiert. Um die Algenindividuen der zu untersuchenden Kultur gleichmäßig zu verteilen, wirbelte ich die zu untersuchende Flüssigkeit auf, entnahm ihr hernach mit der Platinöse eine Probe und führte von jeder Probe eine Zählung durch. Aus mehreren Zählungen resultiert dann ein Mittelwert, der den in der Kultur herrschenden Verhältnissen wohl ziemlich genau entsprechen dürfte. Die Resultate habe ich in der Weise ausgedrückt, daß ich als Einheit 100 Einzelzellen wählte und hierauf die Verhältniszahl der Kolonien berechnete, aus welcher das zahlenmäßige Verhältnis zwischen Einzelzellen und Kolonien ersichtlich ist, und zwar um so klarer, als sich daraus durch Umrechnung die Zahl der Zellen bestimmen läßt, welche im Kolonieverbande vereinigt sind. Um auch Anhaltspunkte über die Zellvermehrung zu erhalten, bestimmte ich die gesamte Zahl von Einzelzellen und von zu Aggregaten oder Kolonien vereinigten Zellen eines Zählfeldes. Die in $\frac{1}{2}$ Knopsche Nährlösung gefundene Zellenzahl setzte ich jeweils gleich 1000 und bezog darauf die Zellenzahl der zu vergleichenden Konzentrationen.

Die Versuchsdauer betrug in der Regel vier Wochen. Bei längerer Versuchsdauer veränderten sich die Ergebnisse kaum.

Die Versuche wurden im Frühjahr 1917 begonnen und im Herbst

1918 beendet. Alle Versuche, die ich 1917 anstellte, wiederholte ich im darauffolgenden Jahre, so daß sich z. B. die Resultate über den Einfluß der Jahreszeit auf zwei aufeinanderfolgende Jahre erstrecken.

III. Experimenteller Teil.

A. Einfluß verschiedener Konzentrationen der Knop'schen Nährlösung.

Es ist ohne weiteres klar, daß die Konzentration des umgebenden Nährmediums auf Form und Vermehrung einer Alge von einschneidender Bedeutung sein muß. Viele Arbeiten [Famintzin (1871), Klebs (1896), Senn (1899) und Artari (1904)] sind darüber veröffentlicht worden. Meine Versuche erstrecken sich auf die Konzentrationen von $\frac{1}{100}$ K. N. bis 10 K. N. (0,00175—1,75 ‰). Die Resultate sind in den folgenden Tabellen niedergelegt. Zum Verständnis der Tabellen füge ich bei, daß ich die Werte der „Kolonienzellen“ (zweitletzte Kolonne), d. h. die Anzahl der Zellen, welche im Kolonieverband vorhanden sind, dadurch erhielt, daß ich die Zahl der Kolonien mit der Anzahl der sie zusammensetzenden Zellen multiplizierte. An jede die Resultate in Zahlen wiedergebende Tabelle schließt sich eine Texttabelle an.

Ich bemerke übrigens schon jetzt, daß aus den sich oft stark widersprechenden Resultaten der Arbeiten von Beyerink, Senn, Grintzesco, Artari, Chodat, Rayß, Andreesen usw. hervorzugehen scheint, daß die Forscher wohl mit derselben Spezies, aber in physiologischer Beziehung wesentlich verschiedenen Rassen gearbeitet haben. Die gegenseitigen Widersprüche lassen sich wenigstens teilweise dadurch erklären.

Scenedesmus acutus (Tabelle I).

Bei *Scenedesmus acutus* können drei Formentypen unterschieden werden: Einzelzellen, Kolonien und *Dactylococcus*-Stadien.

Scenedesmus acutus reagiert auf Konzentrationsschwankungen sehr stark.

Die Abhängigkeit der Zellvermehrung von der Konzentration läßt sich durch eine Optimumkurve darstellen. Das Optimum liegt jedoch nicht konstant bei einer bestimmten Konzentration, sondern wechselt gesetzmäßig mit der Jahreszeit. Im Frühjahr werden für die Zellvermehrung höhere, im Herbst dagegen niedrigere Konzentra-

Beimpft 1. IX 10	$\frac{1}{50}$	0,0035	—	—	—	—	Schwache Zellvermehrung.
Unters. 14 IX, 18	$\frac{1}{20}$	0,00875	50	70	120	380	Einzelzellen und Kolonien.
(n 2 Wochen)	$\frac{1}{10}$	0,0175	47	122	169	582	Vorwiegend typische acutus-Kolonien mit sichelförmigen Einzelzellen. Kolonien meist aus 4 Zellen, öfters auch aus 2 bestehend. Spindelförmige Einzelzellen. Keine Dactylococcus-Stadien. Sehr gute Zellvermehrung.
	$\frac{1}{5}$	0,035	90	83	173	512	idem.
	$\frac{1}{8}$	0,0583	30	30	60	180	Prädominieren der spindelförmigen, länglichovalen Einzelzellen über die Kolonien. Letztere meist aus bikonvexen Zellen zusammengesetzt und öfters im Zustande der Auflösung. Vereinzelte Dactylococcus-Formen. Gute Zellvermehrung, aber etwas schwächer als in $\frac{1}{5}$ K. N.
	$\frac{1}{2}$	0,0875	18	16	34	100	Zustand der Auflösung. Typische acutus-Kolonien mit sichelförmigen Einzelzellen nicht mehr vorhanden; solche aus bikonvexen Zellen höchst selten und meistens im Zustande der Auflösung. Übergang der spindelförmigen Einzelzellen zu länglichovalen Einzelzellen. Bisweilen Dactylococcus-Stadien. Zellvermehrung schwächer als in $\frac{1}{3}$ K. N.
1	1	0,175	16	6	22	56	Länglichoval. Einzelzellen u. Dactylococcus-Stadien. Schwache Zellvermehrung.
2	2	0,35	—	—	—	—	Ovale Einzelzellen, größer als die in 1 K. N., vereinzelt zitronenförmige Zellen. Schwache Zellvermehrung.
Unters. 29. IX, 18	$\frac{1}{100}$	0,00175	—	—	—	—	Keine Zellvermehrung.
(u. 4 Wochen)	$\frac{1}{50}$	0,0035	35	60	95	310	Längliche Einzelzellen und Kolonien aus 4 und 2 Zellen, schwache Zellvermehrung (Taf. I, Fig. 1).
	$\frac{1}{20}$	0,00375	40	150	192	693	Zunahme der Kolonien um das Doppelte. Gute Zellvermehrung.
	$\frac{1}{10}$	0,0175	65	218	287	1034	Optimum der Koloniebildung. Habitus wie nach 2 Wochen.
	$\frac{1}{5}$	0,035	40	183	225	828	Sehr gute Zellvermehrung (Taf. I, Fig. 2).
	$\frac{1}{8}$	0,0583	14	13	27	80	Schwache Abnahme der Kolonien. Optimale Zellvermehrung.
	$\frac{1}{2}$	0,0875	13	7	20	54	Habitus wie nach 2 Wochen.
	1	0,175	8	4	12	32	idem. (Taf. I, Fig. 3).
	2	0,35	—	—	—	—	idem.
	5	0,875	—	—	—	—	Nur ovale, rundlichovale und zitronenförmige Einzelzellen.
	10	1,75	—	—	—	—	Zellen bedeutend größer als in den schwachen Konzentrationen. Sehr schwache Zellvermehrung (Taf. I, Fig. 4).
			—	—	—	—	Keine Zellvermehrung.

tionen bevorzugt. Außer auf die Bildung von Kolonien und Einzelzellen übt die Konzentration auch auf die Gestalt der Zelle einen Einfluß aus. Schon Senn (1899, S. 71) stellte einen Einfluß der Konzentration auf die Zellform fest. Auch meine Resultate bestätigen dies. Herrschen in schwachen Konzentrationen längliche, spindel-

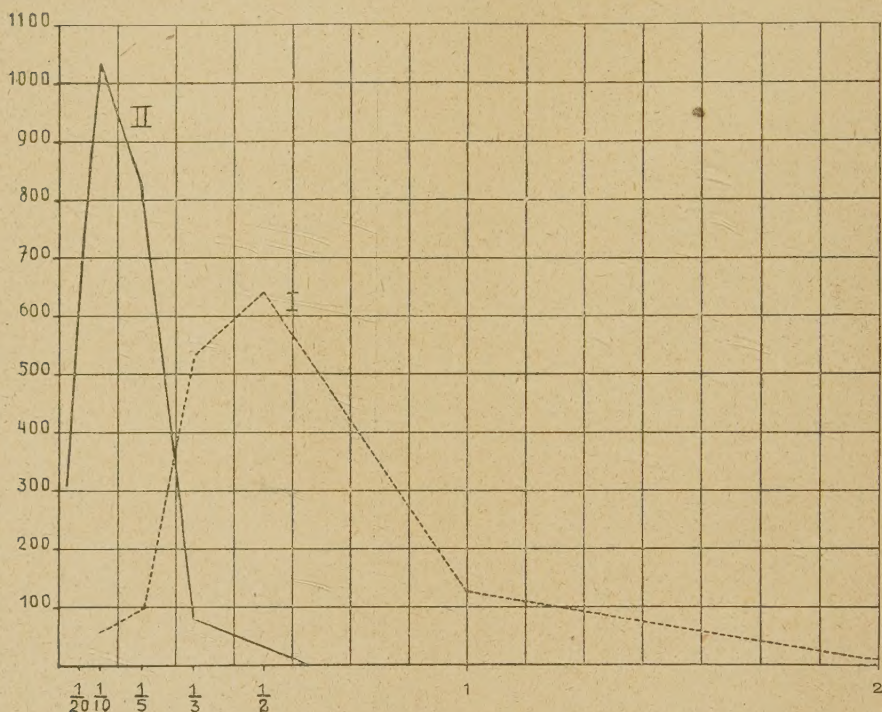


Fig. 1. Einfluß der Konzentration und der Jahreszeit auf die Bildung von Einzelzellen und Kolonien bei *Scenedesmus acutus*. Auf der Ordinate sind die Zellen im Kolonieverbande bezogen auf 100 Einzelzellen aufgetragen, auf der Abszisse die Konzentrationen der K.N. Kurve I: Versuch vom 20. VI. bis 20. VII. Kurve II: Versuch vom 1. IX. bis 29. IX.

förmige Zellen vor; so nehmen diese mit steigender Konzentration eine länglichovale Gestalt an. In höheren Konzentrationen nimmt der Umfang noch mehr zu; die Zellen werden breitoval, zitronenförmig und rundlich und suchen sich der Kugelgestalt zu nähern. Mit der Konzentration nimmt auch die Größe der Zellen zu.

Am auffallendsten aber ist der Einfluß der Konzentration auf die Bildung von Einzelzellen oder von Kolonien. Ihre Wirkungsweise

läßt sich in einer Optimumkurve darstellen, in welcher nach dem Minimum und Maximum hin die Einzelzellen, in der Nähe des Optimums dagegen die Kolonien zunehmen. Wie das Optimum der Zellvermehrung, so wird auch dasjenige der Koloniebildung jahreszeitlich beeinflußt. Im Frühjahr und gegen den Sommer liegt es in höheren Konzentrationen ($\frac{1}{2}$ K. N.), um im Sommer und Herbst in tiefere ($\frac{1}{5}$ und $\frac{1}{10}$ K. N.) hinabzusteigen (Textfig. 1). Es ist auffallend, wie oft ganz geringe Unterschiede in der Konzentration genügen, um das Verhältnis von Einzelzellen und Kolonien vollständig zu verändern. Im Versuch vom 1. bis 29. Sept. genügt eine Konzentrationserhöhung von $\frac{1}{5}$ K. N. auf $\frac{1}{3}$ K. N., um das Verhältnis von Einzelzellen und Kolonien geradezu umzukehren.

Die Versuchsdauer ist insofern von Einfluß, als nach zwei Wochen mehr Einzelzellen vorhanden sind als nach vier Wochen. (Dies gilt ganz allgemein für alle Versuche.) Bei noch längerer Versuchsdauer tritt im Verhältnis von Einzelzellen und Kolonien keine wesentliche Veränderung mehr auf.

Scenedesmus caudatus (Tabelle II).

Die Variabilität von *Scenedesmus caudatus* ist außer Einzelzellen und Kolonien durch das Vorkommen von Aggregaten runder Zellen charakterisiert. (Vgl. Tafel I, Fig. 6—12.)

Über den Einfluß der Konzentrationen auf die Zellvermehrung gilt für *Scenedesmus caudatus* das bei *Scenedesmus acutus* Gesagte.

Auch die Veränderung der Zellform vollzieht sich unter dem Einfluß hoher Konzentrationen in ähnlicher Weise wie bei *Scenedesmus acutus* und besteht in einer Abrundung.

Auch bei *Scenedesmus caudatus* läßt sich die Abhängigkeit der Koloniebildung von der Konzentration durch eine Optimumkurve darstellen. Der jahreszeitliche Einfluß ist hier besonders stark ausgeprägt. So finden wir am 29. VI. 1918 in $\frac{1}{10}$ K. N. (Taf. I, Fig. 7) nur Einzelzellen und chlorellaähnliche Aggregate vor, am 28. VIII. 1918 nur typische tafelige *caudatus*-Kolonien (Taf. I, Fig. 9). Im Gegensatz zu *Scenedesmus acutus* ist hier die Koloniebildung viel stärker fixiert, indem sich im Herbst beim Optimum der Koloniebildung nur tafelige Kolonien ohne Einzelzellen vorfinden, während bei *Scenedesmus acutus* die Kolonien stets mit vereinzelter Einzelzellen vermischt sind.

Coelastrum proboscideum (Tabelle III).

Unter dem Einfluß der Konzentration kann man bei *Coelastrum proboscideum* drei Haupttypen unterscheiden: microporum-, sphaericum- und proboscideum-Typus (vgl. Taf. II und III, Fig. 1—3, und Senn: 1899, Fig. 8, 9, 10).

Im Einfluß der Konzentration und der Jahreszeit auf die Zellvermehrung schließt sich *Coelastrum proboscideum* den beiden Scenedesmen an.

Die durch verschiedene Konzentrationen der Nährlösung hervorgerufene Variabilität der Zellengestalt ist hier besonders stark, wie schon Senn (1899, S. 59) feststellte: „Dieselbe ist bei *Coelastrum proboscideum* so groß, daß man ihre verschieden ausgebildeten Zellen kaum zu einer und derselben Spezies zählen würde.“ Mit steigender Konzentration geht der sphaericum-proboscideum-Typus in den reinen proboscideum-Zelltypus über, um dann in hohen Konzentrationen dem microporumartigen Typus zu weichen (Taf. II und III, Fig. 1—3).

Im Frühjahr herrschen fast in allen Konzentrationen Einzelzellen vor. Der Einfluß der Konzentration auf die Bildung der Kolonien ist nicht stark ausgeprägt (vgl. Taf. II, Fig. 1, 2). Gegen die Sommermonate beginnt sich dagegen die Wirkung der Konzentration auf die Einzelzellen- und Koloniebildung immer stärker bemerkbar zu machen. Das Optimum der Koloniebildung tritt deutlicher hervor und wandert in schwächere Konzentrationen. Im Versuch vom 22. VI. 18 bis 22. VII. 18 herrschen in $\frac{1}{20}$ K. N. (Taf. II, Fig. 3) runde Einzelzellen und microporum- bis sphaericumartige Kolonien vor. Mit steigender Konzentration nehmen die Einzelzellen immer mehr ab, die Kolonien zu; letztere erreichen in $\frac{1}{5}$ K. N. (Taf. II, Fig. 4) ihr Optimum. Zugleich tritt auch der sphaericum-Typus hinter dem proboscideum-Typus zurück. In $\frac{1}{2}$ K. N. (Taf. II, Fig. 5) beginnen die Einzelzellen wieder häufiger zu werden, doch ist hier ihre Form proboscideumhaft. In noch höheren Konzentrationen (1 K. N. bis 5 K. N.) dominieren sie über die Kolonien. Hier sind unter dem Einflusse der hohen Konzentration nur runde Einzelzellen und chlorellaähnliche Aggregate vorhanden (Taf. II, Fig. 6). In den Herbstversuchen macht sich gegenüber den Sommerversuchen in allen Konzentrationen eine starke Zunahme der Kolonien sowie der Zahl der Zellen, welche die Kolonien zusammensetzen, bemerkbar. Auffallend ist auch das Vorherrschen des proboscideum-Typus, während der microporum-Typus fast gänzlich verschwunden und auf sehr hohe Konzentrationen (5 K. N.) (Taf. III, Fig. 3) beschränkt ist, wo er den Übergang zur Aggregat-

Tabelle III.

Coelastrum proboscideum

[illegible]

Über den Einfluß der Konzentration auf die Zellvermehrung gilt bei *Coelastrum reticulatum* das gleiche wie bei den drei anderen Algen.

Coelastrum reticulatum bildet in schwachen Konzentrationen Einzelzellen mit Gallerthöckern, kettenförmige Aggregate aus höckerigen Zellen, die durch Gallertarme verbunden sind, und typische *reticulatum*-Kolonien aus (Taf. III, Fig. 4). Mit steigender Konzentration nehmen die Kolonien zu und erreichen in $\frac{1}{3}$ K. N. ihr Optimum (Taf. III, Fig. 9). Hier herrschen einfache und zusammengesetzte Coenobien vor. Von $\frac{1}{2}$ K. N. an aufwärts macht sich dann wieder ein Rückgang der Kolonien bemerkbar. Die kettenförmigen Aggregate verschwinden und an ihre Stelle treten solche aus runden Zellen. In

Einfluß der Knopschen Nährlösung.

Tabelle IV.

4 zellig	Kolonien			total	Auf 100 Einzelzellen kommen Kolonienzahl	Zellanzahl aller Formen pro Zählfläche $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Resultate
	8 zellig	16 zellig					
—	—	—	—	—	—	—	Keine Zellvermehrung.
62	50	5	117	728	1550		Typische <i>reticulatum</i> -Kolonien aus meist 4 und 8 Zellen, kettenförmige Aggregate aus höckerigen Zellen. Einzelzellen mit Gallerthöcker. Mittelmäßige Zellvermehrung. (Taf. III, Fig. 4.)
113	131	5	249	1580	6500		Zunahme der Kolonien um das Zweifache. Sehr gute Zellvermehrung.
170	90	16	276	1656	8500		idem. Vereinzelte runde Einzelzellen. Optimale Zellvermehrung.
204	95	20	319	1896	3000		Optimum der Koloniebildung, gleichviel runde und höckerige Einzelzellen. Gute Zellvermehrung. (Taf. III, Fig. 5.)
88	66	11	165	1056	1000		Abnahme der Kolonien um die Hälfte gegenüber $\frac{1}{3}$ K. N. Prädominieren der runden Einzelzellen über die höckerigen. Nur microporumartige Aggregate. Mäßige Zellvermehrung.
53	16	—	69	340	800		Weiterer Rückgang der Kolonien, Aggregate aus runden Zellen und runde Einzelzellen. Mäßige Zellvermehrung.
—	—	—	—	—	—		idem. Schlechte Zellvermehrung.
—	—	—	—	—	—		Vorwiegend große, runde Einzelzellen. Unter den Kolonien oft microporum-Formen, da die Gallertmasse meist nur schwach oder gar nicht ausgebildet und gleichmäßig über die Zellen verteilt ist. Sehr schwache Zellvermehrung. (Taf. III, Fig. 6.)
—	—	—	—	—	—		Keine Zellvermehrung.

den maximalen Konzentrationen tritt die Gallertarmbildung immer mehr und mehr zurück. Die Gallerte beginnt sich gleichmäßig zu verteilen und die Stränge werden oft nur noch schwach oder gar nicht ausgebildet, so daß microporunartige Kolonien entstehen (Taf. III, Fig. 6).

In schwacher Konzentration sind die Einzelzellen ellipsoidisch, klein und mit Gallerthöckern versehen; mit steigender Konzentration werden sie von runden Einzelzellen mit gleichmäßig verteilter Gallerte verdrängt.

Da die Jahreszeit bei *Coelastrum reticulatum* denselben Einfluß auf die Vermehrung und die Koloniebildung ausübt wie bei den drei andern Algen, begnüge ich mich mit der Wiedergabe einer einzigen Tabelle.

Schlüsse über die Wirkungsweise der Knop'schen Nähr- lösung.

Aus den Versuchen mit den vier Algenspezies geht hervor, daß jede derselben instande ist, sich verschiedenen Konzentrationen anzupassen und daß jede Konzentration bestimmte gesetzmäßige Veränderungen in der Zellvermehrung, in der Zellform und in der Bildung der Einzelzellen oder Kolonien bedingt.

Der Einfluß der Konzentration auf die Zellvermehrung ergibt eine Optimumkurve, in welcher nach dem Minimum und Maximum die Zellvermehrung abnimmt. Doch liegt diese Optimumkurve nicht immer gleich, sondern verschiebt sich mit der Jahreszeit.

Allgemein kann man sagen, daß das Optimum der Zellvermehrung im Frühjahr in hohen Konzentrationen ($\frac{1}{2}$ K. N. bis 1 K. N.), im Herbst dagegen in niedrigen ($\frac{1}{5}$ K. N. bis $\frac{1}{10}$ K. N.) liegt. Damit stimmen auch die Angaben von Senn überein, der bei seinen Versuchen, die er im Frühjahr ausführte, für die von ihm untersuchten Algen als Optimum der Zellvermehrung 0,1 bis 0,2% K. N. feststellte. Die Konzentrationen, welche für eine gute Zellvermehrung in Betracht kommen, liegen zwischen $\frac{1}{10}$ K. N. und 1 K. N. In 10 K. N. findet keine Zellvermehrung mehr statt. Diese Resultate stehen in einem gewissen Gegensatz zu den Untersuchungen von Famintzin, Klebs und Artari, die ihre Algen in relativ hohen Konzentrationen kultivierten, so daß die Differenzen in den Resultaten der verschiedenen Forscher teilweise vielleicht auch auf dem Um-

stande beruhen, daß die früheren Forscher die Zellvermehrung der Algen in schwachen Konzentrationen zu wenig eingehend studiert haben. So fand z. B. A. Famintzin (1871, S. 781 u. f.), daß *Oedogonium*, *Mougeotia* und *Stigeoclonium* in einer 0,5% K. N. gut gedeihen, *Conferva*, *Vaucheria*, *Protococcus vulgaris* und *Chlorococcum infusionum* darin am üppigsten gedeihen, ja *Mougeotia*, *Oedogonium* und *Stigeoclonium* sogar noch in 3% K. N. vollkommen gesund blieben und *Protococcus* und *Chlorococcum* darin sogar eine üppige Entwicklung zeigten usw. Doch geht schon aus diesen Versuchen hervor, wie individuell jede Algenspezies bestimmte, spezifische Lebensbedingungen zu ihrem Gedeihen braucht und daß „die Wachstumsenergie bei einigen Formen in relativ starken Lösungen am größten ist, bei andern im Gegenteil in schwächeren“ (Artari 1899, S. 443).

Ungemein auffallend macht sich der Einfluß der Konzentration auf die Zellform bemerkbar. Hier gilt allgemein der wohl von Chodat (1895, S. 9) zuerst ausgesprochene Satz, daß sich in hohen Konzentrationen die Zellform allmählich der Kugelgestalt nähert und die Zelle an Größe zunimmt. Die Zellform hängt, wie schon Senn (1899, S. 3) anführt, zunächst von der Ernährung ab, dann aber jedenfalls von der Raschheit der sich folgenden Teilungen, indem zu hohe und zu niedrige Konzentrationen die Teilung verlangsamen. Die Bildung rundlicher Einzelzellen in hohen Konzentrationen braucht also nicht allein auf gesteigerter Ernährung zu beruhen, da in hohen Konzentrationen bei der Abrundung der Zellen jedenfalls auch der osmotische Druck der Nährlösung oder die Permeabilität des Plasmas eine Rolle spielt.

Jede Konzentration der K. N. bedingt ein bestimmtes Zahlenverhältnis in der Bildung von Einzelzellen und Kolonien. Diese Zahlenverhältnisse ergeben eine Optimumkurve, aus der ersichtlich ist, daß die Bildung der Kolonien nach dem Minimum und Maximum der Zellvermehrung ab-, die Bildung der Einzelzellen dagegen zunimmt. Auch diese Optimumkurve ist einer jahreszeitlichen Verschiebung unterworfen und ändert sich gleichsinnig wie die Optimumkurve der Zellvermehrung, ohne daß jedoch zwischen den beiden Optima eine gesetzmäßige Beziehung bestünde, da sie meist in verschiedenen Konzentrationen liegen. Ebenso nimmt die Neigung zur Koloniebildung an sich, wie auch die Anzahl der Zellen, welche die Coenobien zusammensetzen, gegen den Herbst zu. Gegen die Wintermonate macht sich dann wieder eine umgekehrte Tendenz bemerkbar. Die Bildung

von Einzelzellen beginnt allmählich wieder zuzunehmen. die Anzahl der Zellen, welche die Kolonien bilden, nimmt ab. und das Optimum der Koloniebildung steigt allmählich wieder in höhere Konzentrationen hinauf.

Die Minima, Optima und Maxima der Einzelzellen- und Koloniebildung sowie der Zellvermehrung sind einer periodischen jahreszeitlichen Variation unterworfen. Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Periodizität eine erblich übernommene Eigenschaft des Individuums ist, oder ob sie durch die periodische Änderung der äußern Faktoren bewirkt wird. Ich möchte mich nicht in Erklärungsmöglichkeiten einlassen. da nur das Experiment den sichern Entscheid treffen kann. Es müßte in allen möglichen Kombinationen der äußern Einflüsse, speziell im Winter und Frühling, bei Temperaturen und Lichtintensitäten experimentiert werden, die der Alge normalerweise nur im Sommer und Herbst zur Verfügung stehen.

Von einer eigentlichen Ruheperiode, die auf innere Ursachen zurückzuführen wäre, konnte ich bei meinen vier Algen nichts bemerken, da es mir stets gelang, bei geeigneten Außenbedingungen die Algen zur Zellvermehrung zu bringen.

Ich glaube, daß dieser jahreszeitliche Einfluß, den ich im Laboratorium experimentell feststellen konnte, nicht ohne Bedeutung für die Planktonbiologie ist, geben uns doch diese Versuche einen Anhaltspunkt, wodurch manche Ruhe- und Vermehrungsperioden bei Algen, die bisher weder durch einen Einfluß der Temperatur noch der Lichtintensität gedeutet werden konnten, vielleicht auf den Einfluß der Konzentration zurückzuführen sind. Es braucht sich dabei nicht einmal um Konzentrationsschwankungen in einem Wasserbecken zu handeln. Nehmen wir an, die Konzentration sei jahraus, jahrein dieselbe, so würde auf Grund meiner Resultate dann eine starke Vermehrung der Alge einsetzen, wenn die betreffende Konzentration durch die jahreszeitliche Beeinflussung für die betreffende Alge zur Optimalen wird. (Wenn zum Beispiel in einem natürlichen Wasserbecken die Konzentration der wässrigen Lösung $= \frac{1}{10}$ K. N. entspräche, so würde die optimale Vermehrung der vier untersuchten Algen im Spätsommer einsetzen.) Nun sind aber in der freien Natur die Verhältnisse meist viel komplizierter. Infolge der Verdunstung oder der Zufuhr von gelösten Stoffen ist die Konzentration eines Wasserbeckens stets einem Wechsel unterworfen. So können hier je

nach Konzentrationsverschiedenheiten und jahreszeitlichem Einfluß Minima und Maxima der Zellvermehrung sowie der Bildung von Einzelzellen und Kolonien aufeinanderfolgen.

B. Beziehungen zwischen Koloniebildung, Schwebefähigkeit und Viskosität.

Meine bisherigen Ausführungen über den Einfluß der Konzentration auf die Bildung von Einzelzellen oder Kolonien stehen in scharfem Gegensatz zu den Anschauungen von Rayß (1915), welche die Koloniebildung entsprechend der Ostwaldschen Planktontheorie auf die Viskositätsveränderung der Nährlösung zurückführt. Sie stellte in den Konzentrationen von $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{2}$, 1 und $1\frac{1}{2}$ Detmer bei *Coelastrum proboscideum* einen ähnlichen Einfluß fest, wie ihn meine Versuche ergaben, nämlich eine Abnahme der Kolonien mit steigender Konzentration. Leider unterließ sie es, $\frac{1}{5}$ Detmer und schwächere Konzentrationen, wie $\frac{1}{20}$ und $\frac{1}{50}$ Detmer, zu untersuchen, sonst wäre sie darauf aufmerksam geworden, daß die Koloniebildung in schwächeren Konzentrationen zugunsten vermehrter Bildung der Einzelzellen abnimmt. Eine Andeutung davon findet sich in den Resultaten von $\frac{1}{100}$ Detmer, doch faßt diese Rayß nicht als Beweis gegen ihre Theorie auf.

Rayß geht von der Voraussetzung aus, daß die formativen Veränderungen von *Coelastrum proboscideum* auf den Einfluß der Viskositätsunterschiede der verschiedenen Konzentrationen zurückzuführen seien. Die Bildung der Kolonien würde dazu dienen, die spezifische Oberfläche der Alge zu vergrößern und dadurch ihre Sinkgeschwindigkeit zu vermindern. Da die spezifische Oberfläche der Einzelzellen kleiner sein soll als die der Kolonien, so würden diese eine kleinere Sinkgeschwindigkeit besitzen als die Einzelzellen. Leider unterläßt es Rayß hierfür den experimentellen Beweis zu erbringen.

Da die Ostwaldsche Planktontheorie für die gesamte Planktonbiologie von allgemeiner, grundlegender Bedeutung geworden ist, galt es auch für mich, zu untersuchen, welche Beziehungen zwischen den Variationen meiner Versuchsalgen und der Ostwaldschen Planktontheorie bestehen.

Da nach Rayß die Formveränderung auf die Viskositätsveränderung zurückzuführen ist, versuchte ich zunächst die Viskosität der Knop'schen Nährlösung zu bestimmen. Weil aber die Unterschiede der Viskosität

von 1 K. N. und $\frac{1}{10}$ K. N. so minimal sind, daß sie experimentell nicht festgestellt werden konnten, suchte ich ihre Werte auf Grund der Formel von Arrhenius und Kanitz (Chwolson: 1902, S. 645 u. f., Börnstein-Landolt: 1894, S. 297) rechnerisch zu bestimmen und erhielt folgende Zahlen. (Mit Ausnahme von KH_2PO_4)

Viskosität von Wasser bei 25° C	=	1.00000
„ „ 1 K. N. „	=	1,00082
„ „ $\frac{1}{2}$ K. N. „	=	1,00041
„ „ $\frac{1}{10}$ K. N. „	=	1,00007

Also minime Unterschiede der Viskosität, um so mehr, wenn wir damit vergleichen, welche beträchtliche Viskositätsschwankungen die Temperaturerhöhung um nur 1° C bewirkt.

Viskosität von Wasser bei 24° C	=	1,02404
„ „ „ „ 25° C	=	1,00000
„ „ „ „ 26° C	=	0,97795

Während der Viskositätsunterschied bei der zehnfachen Verdünnung der K. N. nur $\frac{7.5}{10000}$ beträgt, ruft ein Temperaturunterschied von nur 1° C schon einen Viskositätsunterschied von $\frac{200}{10000}$ hervor. Wenn also bei einer formativen Wirkung die Viskosität den Ausschlag gäbe, sollte die Temperaturerhöhung um 1° C viel stärkere formative Veränderungen bewirken als eine Erhöhung der Konzentration der Knopschen Nährlösung von 0,0175 ‰ auf 0,175 ‰. Rayß schreibt jedoch selbst:

(1915, S. 16): „Signalons encore que dans notre milieu inorganique l'élévation de la température n'avait aucun effet visible sur la forme des cellules et leur dimension.“

Selbst wenn die Temperatur auf die Zellform von Einfluß wäre, so wäre es trotzdem sehr gewagt, dies der durch die Temperatur hervorgerufenen Viskositätsveränderung zuzuschreiben, da ja die Temperatur nicht nur die Viskosität des Mediums, sondern auch den Stoffwechsel der Organismen unmittelbar beeinflusst, Veränderungen der Form also auch auf Änderungen chemischer Prozesse innerhalb der Alge beruhen könnten. Diese Überlegungen möchte ich als gewichtigen Einwand gegen die Anwendung der Ostwaldschen Planktontheorie auf das Phytoplankton anführen, nach welcher die Formveränderung von Algen unter dem Einfluß der durch Temperaturunterschiede erzeugten Viskositätsunterschiede zustande käme. Es

wird überhaupt sehr schwierig, wenn nicht unmöglich sein, genau und einwandfrei den Einfluß der Viskosität auf die Zellform festzustellen. Stets wird bei einer Erhöhung der Viskosität nicht nur ein, sondern mehrere Faktoren geändert.

Daß aber die Bildung von Einzelzellen oder Kolonien nicht mit der Ostwaldschen Planktontheorie in Einklang zu bringen ist, geht aus folgenden Tatsachen und Versuchen hervor. Ich gehe mit Rayß darin einig, daß die proboscideum-Zellform theoretisch genommen eine größere spezifische Oberfläche als die sphaericum-microporum-Form besitzt; doch ergibt sich aus meinen Versuchen, daß diese Form nicht in den schwächsten Konzentrationen dominiert, sondern in den mittlern, während in den minimalen Konzentrationen der sphaericum-microporum-Typus vorherrscht, was den Voraussetzungen der Ostwaldschen Planktontheorie widerspricht. Deutlich zeigt dies ein Vergleich der Fig. 3 und 4 auf Taf. II; in $\frac{1}{20}$ K. N. sind die Einzelzellen rund, in $\frac{1}{2}$ K. N. dagegen proboscideumartig.

Ferner ist auch nicht einzusehen, weshalb die Einzelzellen, wie Rayß angibt, eine größere Sinkgeschwindigkeit besitzen sollten als die Kolonien. Denn innerhalb der Konzentrationsgrenzen, die bei *Scenedesmus acutus* für ein gutes Gedeihen in Betracht kommen ($\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{2}$ K. N.), zeigen die freien Einzelzellen und die im Kolonieverbande befindlichen Zellen keine morphologischen Unterschiede (vgl. Taf. I, Fig. 2 u. 3). Zerlegen wir nun ein 4zelliges Coenobium in seine Komponenten, also in Einzelzellen, so ist klar, daß diese nun eine größere Oberfläche besitzen als im Kolonieverbande, da ihre Oberfläche ja um die Berührungsfläche mit der Nachbarzelle zugenommen hat; sie müssen also im Gegensatz zur Auffassung von Rayß eine kleinere Sinkgeschwindigkeit besitzen. Das ist nun tatsächlich auch der Fall, wie folgende Versuche über die Sinkgeschwindigkeit von Einzelzellen und Kolonien zeigen.

Ich brachte eine Algenkultur, die aus einem Gemisch von Einzelzellen und Kolonien bestand, in ein Reagenzglas, das ich, um Zirkulationsströme zu vermeiden, in ein Wasserbad von konstanter Temperatur stellte. Durch Umrühren wurde zunächst eine gleichmäßige Verteilung von Einzelzellen und Kolonien bewirkt. Hernach wurden Proben aus einer Tiefe von 12 und 1 cm unter der Oberfläche entnommen und im Blutkörperchenzählapparat das Verhältnis von Einzelzellen und Kolonien bestimmt. Nach einiger Zeit wurde die Zählung wiederholt.

Tabelle V. *Scenedesmus acutus*: Sinkgeschwindigkeit von Einzelzellen und Kolonien. Kultur aus $\frac{1}{5}$ K. N.

Probeentnahme		Auf 1000 Einzelzellen kommen Kolonien	
Zeit	Tiefe	2 zellig	4 zellig
1 ⁴⁰	{ 1 cm und 12 cm (Boden) }	285	796
5 ⁴⁰	1 cm	189	308
5 ⁴⁰	12 cm (Boden)	477	1320

Tabelle VI. *Scenedesmus caudatus*: Sinkgeschwindigkeit von Einzelzellen und Kolonien.

Probeentnahme		Auf 1000 Einzelzellen kommen Kolonien	
Zeit	Tiefe	2 zellig	4 zellig
11 ⁴⁰	{ 1 cm und 12 cm (Boden) }	2100	5800
2 ⁴⁰	1 cm	500	400
2 ⁴⁰	12 cm (Boden)	1400	9600

Am 1. Oktober 1918 wurde ein Reagenzglas mit einer *Scenedesmus caudatus*-Kultur beimpft, die aus einem Gemisch von Einzelzellen und Kolonien bestand. Am 16. Oktober wurde die Kultur untersucht. Der Bodensatz bestand aus Kolonien und Einzelzellen, während die darüberstehende Flüssigkeitssäule fast ausnahmslos ovale und runde Einzellen enthielt.

Tabelle VII. *Coelastrum proboscideum*: Sinkgeschwindigkeit von Einzelzellen und Kolonien. Kultur aus 5 K. N.

Probeentnahme		Auf 1000 Einzelzellen kommen			
		Aggregate		Kolonien	
Zeit	Tiefe	2 zellig	3 zellig	4 zellig	8 zellig
Nach 3 stündiger	1 cm	100	50	200	—
Versuchsdauer	12 cm (Boden)	700	200	1200	1200

Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, daß die Einzelzellen eine bedeutend geringere Sinkgeschwindigkeit besitzen als die Kolonien: ob diese tatsächlich auf der größern spezifischen Oberfläche beruht, wird schwer zu entscheiden sein. Jedenfalls scheint mir bei der Schwebefähigkeit der Algen die Veränderung ihres spezifischen Ge-

wichtiges eine nicht zu unterschätzende Rolle zu spielen. Die bei Nacht erfolgende Veratmung der Stärke oder eine Veränderung in der Größe des Safftraumes wird die Sinkgeschwindigkeit der Algen jedenfalls bedeutend verändern. Die in dieser Richtung angestellten Versuche konnte ich jedoch noch nicht zum Abschluß bringen.

Ich möchte hier noch einen Versuch erwähnen, der zeigt, daß die Bildung des Schwebeapparates bei *Scenedesmus caudatus* von der Konzentration, d. h. wohl von der Ernährung abhängt. Ich untersuchte am 16. Oktober in einer Konzentrationsreihe der Knopschen Nährlösung nach 14tägiger Kultur die 4zelligen tafelligen Kolonien und bestimmte die Anzahl der Kolonien mit und ohne „Cauda“.

Tabelle VIII. *Scenedesmus caudatus*; Einfluß der Konzentration auf die Ausbildung der „Cauda“.

Konzentra- tion	Prozentzahl der Kolonien		Konzentra- tion	Prozentzahl der Kolonien	
	mit Cauda	ohne Cauda		mit Cauda	ohne Cauda
$\frac{1}{50}$	19	81	$\frac{1}{3}$	100	—
$\frac{1}{20}$	48	52	$\frac{1}{2}$	60	40
$\frac{1}{10}$	62	38	1	40	60
$\frac{1}{5}$	95	5	2	—	100

Aus den Zahlen der Tabelle geht hervor, daß in schwachen und hohen Konzentrationen die „Cauda“ nur schwach ausgebildet wird. in den mittleren Konzentrationen hingegen ihre stärkste Ausbildung erfährt.

Nach vier Wochen hatten in allen Konzentrationen die Kolonien mit „Cauda“ stark zugenommen, so daß mit Ausnahme der niedrigsten und höchsten Konzentrationen die „Cauda“ ziemlich gleichmäßig ausgebildet war.

Die Knopsche Nährlösung bewirkt also bei den untersuchten Algen in verschiedenen Konzentrationen ganz bestimmte, ihrer spezifischen Beschaffenheit entsprechende Zellformen und Vermehrungsverhältnisse. Das Maximum der Zellvermehrung wird nicht etwa, wie man annehmen könnte, durch den osmotischen Druck der K. N. allein bedingt, sondern durch die Gesamtwirkung der einzelnen Salze. Geben wir z. B. zu $\frac{1}{2}$ K. N. oder $\frac{1}{10}$ K. N. äquimolekulare oder isosmotische Mengen von notwendigen oder entbehrlichen Salzen zu, wie KNO_3 , KCl , K_2SO_4 , NaCl , Na_2SO_4 und MgSO_4 , so ist das Optimum und Maximum für Zellvermehrung und Koloniebildung in $\frac{1}{2}$ K. N. — Salz und $\frac{1}{10}$ K. N. — Salz verschieden. Hier macht sich stets der spezi-

fische Einfluß des Salzes und der Konzentration der Knopschen Grundnährlösung geltend, letztere so stark, daß die Wirkungsweise der zugegebenen Salze, welche ihrerseits von ihrem chemischen Charakter und ihrer Konzentration abhängig ist, erst sekundär zur Geltung kommt. Die maximalen erträglichen Werte für die K. N. sind z. B. bei *Scenedesmus acutus* im Herbst für K. N. allein: 0,0571 Mol, für $\frac{1}{2}$ K. N. + NaCl: 0,4075 Mol. Aus allen diesen Tatsachen geht hervor, daß bei der Bildung von Einzelzellen oder Kolonien ein Komplex von mehreren Einflüssen eine Rolle spielt und daß die einzelnen Salze die Zellform und die Zellvermehrung spezifisch beeinflussen.

Diese Ausführungen zeigen zur Genüge, daß bei den vier Algen die Bildung von Einzelzellen und Kolonien mit der Ostwaldschen Planktontheorie nicht in Einklang gebracht werden kann; daß ihre Bildung nicht unter dem Einfluß der Viskosität, also eines rein physikalischen Faktors zustande kommt, sondern eine Funktion der ernährenden und chemischen Wirkung der Salze ist.

C. Einfluß organischer Verbindungen.

Seit der Einführung bakterienfreier Reinkulturen von Algen durch Beyerink hat man auch bei Algen die Wirkungsweise organischer Verbindungen auf die Zellvermehrung studiert. Ich untersuchte eingehend den Einfluß von Glukose als C-Quelle und Pepton als N-Quelle auf die Zellvermehrung und die Koloniebildung.

1. Glukose.

a) Einfluß der Glukose auf die Zellvermehrung.

Da ich aus den Versuchen mit anorganischen Salzen erwarten konnte, daß die Konzentration der anorganischen Grundnährlösung auf die Zellvermehrung von Einfluß sein werde, wählte ich als anorganische Grundkonzentrationen $\frac{1}{10}$ K. N. und $\frac{1}{2}$ K. N., also zwei Konzentrationen, in denen die Algen eine verschiedene Zellvermehrung zeigen. Da nun aber die Zellvermehrung in anorganischen Nährlösungen durch die Jahreszeit stark beeinflußt wird, führte ich meine Versuche im Frühling (15. Mai bis 15. Juni 1918) und im Herbst (15. September bis 15. Oktober 1918) aus, um den eventuellen Einfluß der Jahreszeiten feststellen zu können. Die Vermehrungsverhältnisse wurden durch Zählungen im Hämatozytometer festgestellt, dabei die bei Konzentrationen in $\frac{1}{2}$ K. N., also einer rein anorganischen Nährlösung, gefundenen Werte = 1000 gesetzt und die Werte der Kulturen mit Glukosezusatz darauf bezogen.

Selbstverständlich dürfen nur die Zahlen der Versuchsserien derselben Jahreszeit miteinander verglichen werden, da ja die absoluten Werte von $\frac{1}{2}$ K. N. jahreszeitlich verschieden sind.

1. *Scenedesmus acutus* (Tabelle IX).

Scenedesmus acutus zeigt bei Zufuhr von Glukose eine ausgezeichnete Zellvermehrung. Schon geringe Mengen genügen, um eine starke Vermehrung der Zellenzahl herbeizuführen. Die Abhängigkeit von der Glukosekonzentration ergibt eine Optimumkurve. Höchst auffallend ist dabei der Einfluß der Konzentration der anorganischen Grundnährlösung auf die Zellvermehrung; $\frac{1}{10}$ K. N. bewirkt im Frühlingsversuch ohne Glukose eine mittelmäßige Zellvermehrung. Ein Glukosezusatz von 0,05 % genügt, um die Zellvermehrung ganz zu unterbinden, während derselbe Glukosezusatz bei $\frac{1}{2}$ K. N., die eine bessere Zellvermehrung als $\frac{1}{10}$ K. N. bedingt, die Zellvermehrung sehr stark begünstigt. Gegen den Herbst zu, wo das Zellvermehrungsoptimum in den anorganischen Kulturen in schwachen Konzentrationen liegt und nun umgekehrt die Zellvermehrung in $\frac{1}{10}$ K. N. stärker als in $\frac{1}{2}$ K. N. ist, vermehrt sich *Scenedesmus acutus* nun auch in $\frac{1}{10}$ K. N. + Glukose. Man könnte annehmen, daß die entsprechenden Glukosekonzentrationen mit $\frac{1}{10}$ K. N. eine stärkere Zellvermehrung als die von $\frac{1}{2}$ K. N. verursachen; doch ein Vergleich der Zellvermehrungstabelle IX zeigt, daß gerade das Umgekehrte eintritt. So ist z. B. in $\frac{1}{10}$ K. N. + 5 % Glukose, die Zellvermehrung nur halb so groß wie in $\frac{1}{2}$ K. N. + 5 % Glukose obwohl die Zellvermehrung in $\frac{1}{2}$ K. N. schlechter ist als in $\frac{1}{10}$ K. N. Dies alles weist darauf hin, daß zwischen Konzentration der anorganischen Nährlösung und Konzentration der Glukose bestimmte gesetzmäßige Beziehungen bestehen müssen, wie wir sie im Gesetz vom Minimum kennen. Zugleich zeigen die Versuche, daß diese Gesetzmäßigkeit auch dem jahreszeitlichen Einfluß unterworfen ist.

Scenedesmus acutus zeigt in den Glukosekulturen ein allmähliches Erblassen und Farbloswerden der Zellen. Diese Erscheinung tritt in den verschiedenen Jahreszeiten früher oder später ein. Im Frühjahr waren die Kulturen noch nach einem Monat je nach der Konzentration frisch hell- bis dunkelgrün und begannen erst nach sechs Wochen blässer zu werden, während in den Herbstkulturen schon nach zwei Wochen ein Erblassen der Algenzellen eintrat. Überführen in frische anorganische Nährlösung bewirkte ein Wiedergrünen der Zellen.

Tabelle IX. Scenedesmus acutus: Einfluß der Glukose auf die Zellvermehrung.

Versuchsdatum	Konzentration der organischen Grundnährlösung	Glukosezusatz in %	Zellenzahl $\frac{1}{3}$ K. N. = 1000	Makroskopisches Aussehen der Kultur	Versuchsdatum	Konzentration der organischen Grundnährlösung	Glukosezusatz in %	Zellenzahl $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Makroskopisches Aussehen der Kultur
Beimpft 15. V. 18 Untersucht 13. VI. 18	$\frac{1}{2}$	—	1000	hellgrün	Beimpft 15. IX. 18 Untersucht 13. X. 18	$\frac{1}{2}$	—	1000	hellgelbgrün
	$\frac{1}{2}$	0,05	3900			$\frac{1}{2}$	0,05	2250	gelbgrün
	$\frac{1}{2}$	0,1	5600			$\frac{1}{2}$	0,1	4000	"
	$\frac{1}{2}$	0,25	9700	intensivhellgrün		$\frac{1}{2}$	0,25	3900	"
	$\frac{1}{2}$	0,5	8900			$\frac{1}{2}$	0,5	4500	"
	$\frac{1}{2}$	1	7400			$\frac{1}{2}$	1	5600	fahles Hellgelbgrün
	$\frac{1}{3}$	2,5	5800			$\frac{1}{3}$	2,5	3000	"
	$\frac{1}{2}$	5	1600	gelblich		$\frac{1}{2}$	5	5000	"
	$\frac{1}{2}$	10	1600			$\frac{1}{2}$	10	500	"
	$\frac{1}{10}$	—	600	hellgelbgrün		$\frac{1}{10}$	—	1500	hellgelbgrün
	$\frac{1}{10}$	0,05	Keine Zellvermehrung.			$\frac{1}{10}$	0,05	3600	gelbgrün
	$\frac{1}{10}$	0,1	"	"		$\frac{1}{10}$	0,1	6800	"
	$\frac{1}{10}$	0,25	"	"		$\frac{1}{10}$	0,25	7750	"
	$\frac{1}{10}$	0,5	"	"		$\frac{1}{10}$	0,5	6600	"
	$\frac{1}{10}$	1	"	"		$\frac{1}{10}$	1	5100	schmutziges Gelbgrün
	$\frac{1}{10}$	2,5	"	"					
	$\frac{1}{10}$	5	"	"		$\frac{1}{10}$	2,5	5000	"
	$\frac{1}{10}$	10	"	"		$\frac{1}{10}$	5	2600	schmutziges Hellgelbgrün
						$\frac{1}{10}$	10	145	"

Tabelle X. *Scenedesmus caudatus*: Einfluß der Glukose auf die Zellvermehrung.

Versuchsdatum	Konzentration der anorganischen Grundnährlösung	Glukosezusatz in %	Zellenzahl $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Makroskopisches Aussehen der Kultur	Versuchsdatum	Konzentration der anorganischen Grundnährlösung	Glukosezusatz in %	Zellenzahl $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Makroskopisches Aussehen der Kultur
Beimpft 14. V. 18	$\frac{1}{2}$	—	1000	hellgrün	Beimpft 14. IX. 18	$\frac{1}{2}$	—	1000	hellgelbgrün
Untersucht 17. VI. 18	$\frac{1}{2}$	0,05	10000	intensiv hellgrün		$\frac{1}{2}$	0,05	13800	frischgrün
	$\frac{1}{3}$	0,1	10600	"	Untersucht 12. X. 18	$\frac{1}{3}$	0,1	32000	"
	$\frac{1}{2}$	0,25	11500	frischgrün		$\frac{1}{2}$	0,25	61000	"
	$\frac{1}{2}$	0,5	12200	"		$\frac{1}{2}$	0,5	60000	"
	$\frac{1}{2}$	1	13300	"		$\frac{1}{2}$	1	32000	dunkelgrün
	$\frac{1}{2}$	2,5	11800	"		$\frac{1}{2}$	2,5	22000	frischgrün
	$\frac{1}{3}$	5	1650	frischbellgrün		$\frac{1}{3}$	5	18000	"
	$\frac{1}{2}$	10	330	hellgrün		$\frac{1}{2}$	10	2560	hellgelbgrün
	$\frac{1}{10}$	—	500	hellgelbgrün		$\frac{1}{10}$	—	5000	hellgrün
	$\frac{1}{10}$	0,05	Keine Zellvermehrung.			$\frac{1}{10}$	0,05	8000	frischhellgrün
	$\frac{1}{10}$	0,1	"	"		$\frac{1}{10}$	0,1	9000	"
	$\frac{1}{10}$	0,25	"	"		$\frac{1}{10}$	0,25	11000	"
	$\frac{1}{10}$	0,5	"	"		$\frac{1}{10}$	0,5	12000	"
	$\frac{1}{10}$	1	"	"		$\frac{1}{10}$	1	10800	hellgelbgrün
	$\frac{1}{10}$	2,5	"	"		$\frac{1}{10}$	2,5	2000	"
	$\frac{1}{10}$	5	"	"		$\frac{1}{10}$	5	Keine Zellvermehrung.	"
	$\frac{1}{10}$	10	"	"		$\frac{1}{10}$	10	"	"

2. *Scenedesmus caudatus* (Tabelle X).

Scenedesmus caudatus zeigt eine spezifische Vorliebe für Glukose. In den Herbstversuchen bewirken minime Glukosemengen eine sehr starke Zunahme der Zellvermehrung: so steigert 0.05 % Glukose mit $\frac{1}{2}$ K. N. die Zellenzahl um das Achtfache der anorganischen Kontrolle. Die Optimumkurve von $\frac{1}{2}$ K. N. steigt auffallend steil in den schwachen Konzentrationen und erreicht bei 0.25 % ihr Optimum. Von 0.5 und 1 % Glukose an aufwärts macht sich der die Zellvermehrung verzögernde Einfluß der Konzentration bemerkbar, indem nun die Kurve nach den oberen Konzentrationen hin verhältnismäßig flach abfällt. Doch noch in 5 % Glukose ist die Zellvermehrung 18mal größer als in der anorganischen Kontrolle: ja noch in 10 % Glukose, der höchsten angewandten Glukosekonzentration ist die Zellvermehrung noch $2\frac{1}{2}$ mal stärker als in $\frac{1}{2}$ K. N. allein. Obwohl nun in den Kontrollen die Zellvermehrung in $\frac{1}{10}$ K. N. 5mal größer ist als die in $\frac{1}{2}$ K. N., bleiben die Werte der Zellvermehrung bei Glukosezusatz weit hinter denen in $\frac{1}{2}$ K. N. zurück. Die optimale Zellvermehrung, die bei 0.5 % Glukose liegt, bewirkt nur eine $2\frac{1}{2}$ mal stärkere Zellvermehrung als $\frac{1}{10}$ K. N. und die obere Zellvermehrungsgrenze liegt schon zwischen 2.5 bis 5 % Glukose. In dem Frühjahrsversuch zeigt *Scenedesmus caudatus* nur in $\frac{1}{2}$ K. N. + Glukose ein üppiges Gedeihen, bei $\frac{1}{10}$ K. N. genügt schon der Zusatz von 0.05 % Glukose, um die Zellvermehrung zu unterbinden. In allen diesen Beziehungen verhält sich *Scenedesmus caudatus* gleich wie *Scenedesmus acutus*.

Zeigten die Glukosekulturen von *Scenedesmus acutus* im Herbst schon nach zwei Wochen ein Erblassen der Zellen, so beginnen sich die frischgrünen Glukosekulturen von *Scenedesmus caudatus* erst nach sechs bis acht Wochen zu entfärben. Alte Glukosekulturen von *Scenedesmus caudatus* sind von schmutzigolivgrüner Farbe.

3. *Coelastrum proboscideum*. (Tabelle XI.)

In den Frühjahrsversuchen schließt sich *Coelastrum proboscideum* dem *Scenedesmus acutus* und *Scenedesmus caudatus* an. Glukosezusatz zu $\frac{1}{2}$ K. N. wirkt fördernd, zu $\frac{1}{10}$ K. N. dagegen hemmend auf die Zellvermehrung.

Wie aus der Tabelle XI ersichtlich ist, vollzieht sich die Zellvermehrung bei *Coelastrum proboscideum* ähnlich wie bei *Scenedesmus caudatus* und *Scenedesmus acutus*. Die Zellvermehrung von *Coelastrum proboscideum* ist in Glukose bedeutend stärker als bei *Scene-*

Tabelle XI. *Coelastrum proboscideum*: Einfluß der Glukose auf die Zellvermehrung.

Versuchsdatum	Konzentration der anorganischen Grundnährlösung	Glukosezusatz in Gew. ‰	Zellenzahl pro Zählfläche $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Makroskopisches Aussehen der Kultur
Beimpft	$\frac{1}{2}$	—	1000	frischgrün
16. IX. 18	$\frac{1}{2}$	0,05	8400	"
Untersucht	$\frac{1}{2}$	0,1	9000	"
15. X. 18	$\frac{1}{2}$	0,25	10000	intensiv grün
	$\frac{1}{2}$	0,5	13800	"
	$\frac{1}{2}$	1	10000	"
	$\frac{1}{2}$	2,5	6600	"
	$\frac{1}{2}$	5	520	hellgelb
	$\frac{1}{2}$	10	180	"
	$\frac{1}{10}$	—	1400	frischgrün
	$\frac{1}{10}$	0,05	4200	hellgrün
	$\frac{1}{10}$	0,1	?	"
	$\frac{1}{10}$	0,25	4800	"
	$\frac{1}{10}$	0,5	2700	gelbgrün
	$\frac{1}{10}$	1	1800	hellgelbgrün
	$\frac{1}{10}$	2,5	600	schmutziges Hellgelb
	$\frac{1}{10}$	5	Keine Zellvermehrung.	

desmus acutus, erreicht aber lange nicht die Intensität von *Scenedesmus caudatus*.

Coelastrum proboscideum behält wie *Scenedesmus caudatus* relativ lange sein frischgrünes Aussehen; erst nach zwei Monaten tritt ein Erblassen der Zellen ein. Das Aussehen alter Glukosekulturen von *Coelastrum proboscideum* ist schmutziggrün.

Coelastrum reticulatum.

Coelastrum reticulatum gedeiht im Gegensatz zu den drei andern Algen bei Glukosezusatz nicht besonders gut. Nur in den Frühjahrs- und Sommermonaten konnte ich bei Glukosezusatz zu $\frac{1}{2}$ K. N. eine bessere Zellvermehrung feststellen. Gegen den Herbst zu stellt *Coelastrum reticulatum* bei Glukosezusatz seine Zellvermehrung völlig ein.

b) Einfluß der Glukose auf die Koloniebildung.

Da Vorversuche ergeben hatten, daß ein Glukosezusatz zur Knopschen Nährlösung von bestimmter Konzentration die Koloniebildung

beförderte, wählte ich für jede Algenspezies als Konzentration der anorganischen Grundnährlösung eine solche, bei der die Bildung von Einzelzellen begünstigt wurde, ohne jedoch zu stark ausgeprägt zu sein, so daß sich die Form sozusagen im labilen Gleichgewicht befand und also leicht nach der einen oder andern Richtung hin beeinflusst werden konnte.

Scenedesmus acutus (Tabelle XII).

Schon ein minimaler Glukosezusatz zu $\frac{1}{2}$ K. N. genügt, um eine drei- bis sechsfache Erhöhung der Kolonienzahl von *Scenedesmus acutus* herbeizuführen. Während in der anorganischen Kontrolle der Verband innerhalb der höchst seltenen Kolonien gelockert ist (Taf. I, Fig. 3) und die Kolonien aus bikonvexen Zellen zusammengesetzt sind, herrschen in schwachen Glukosekonzentrationen (0,05 bis 0,1 ‰) typische kompakte Kolonien mit sichelförmigen Endzellen vor, die meistens aus vier, bisweilen auch aus acht Zellen bestehen. Das Optimum der Koloniebildung liegt bei 0,25 ‰ Glukose (Taf. I, Fig. 5), doch macht sich der die Koloniebildung begünstigende Einfluß der Glukose noch in 5 ‰ (Taf. I, Fig. 6) Glukose geltend, wenn auch hier unter dem Einfluß der Konzentration die Kolonien aus ovalen Zellen bestehen, und die Einzelzellen von rundlicher Gestalt sind.

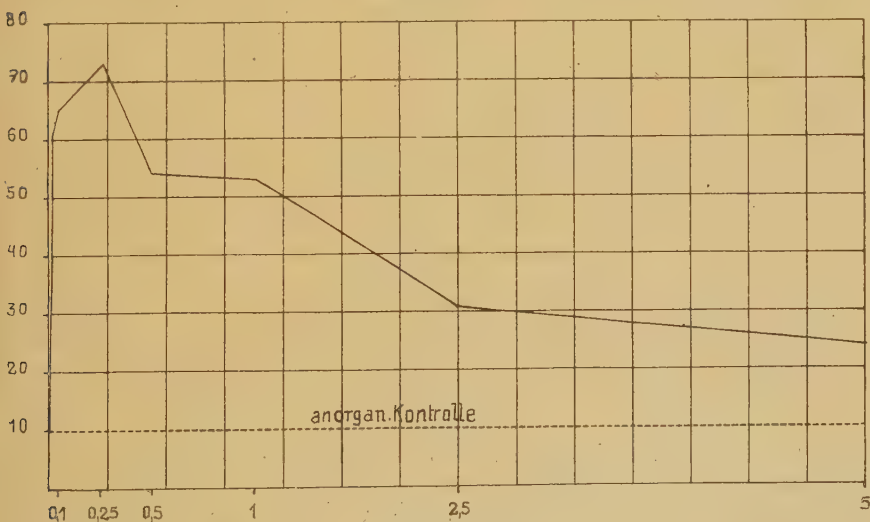


Fig. 2. *Scenedesmus acutus*: Einfluß der Glukose auf die Koloniebildung.

Ordinate: Anzahl der Kolonien auf 100 Einzelzellen.

Abszisse: Glukosezusatz in ‰ zu $\frac{1}{2}$ K. N.

Tabelle XII.

Scenedesmus acutus: Einfluß

Versuchs- datum	Glukose- zusatz in % zu $\frac{1}{2}$ K. N.	Auf 100 Einzelzellen kommen							
		Kolonien				Dactylococcen			
		2zellig	4zellig	8zellig	total	2zellig	3zellig	4zellig	total
Beimpft 12. VII. 18	—	6	3	—	9	4	2	—	6
Untersucht 26. VII. 18 (nach 2 Wochen)	0,05	6	22	—	28	5	—	—	5
	0,1	5	22	—	27	5	—	—	5
	0,25	6	23	—	29	7	—	—	7
	0,5	4	18	—	22	7	1	—	8
	1	3	19	—	22	7	1	1	9
	2,5	5	20	—	25	10	1	1	12
	5	2	3	—	5	8	2	2	12
	—	6	4	—	10	4	3	—	7
9. IX. 18 (nach 4 Wochen)	0,05	7	50	3	60	8	2	—	10
	0,1	6	55	4	65	9	1	—	10
	0,25	9	58	6	73	8	1	—	9
	0,5	10	40	4	54	10	3	1	14
	1,0	10	40	3	53	20	3	3	26
	2,5	10	20	1	31	15	4	2	21
	5	8	16	—	24	14	2	—	16
	—	6	4	—	10	4	3	—	7
	0,05	7	50	3	60	8	2	—	10
	0,1	6	55	4	65	9	1	—	10

10

Involutionsformen

Vom Optimum der Koloniebildung an nehmen die Coenobien unter dem Einfluß der steigenden Konzentration allmählich ab. An ihre Stelle treten Dactylococcus-Stadien, die den Übergang der Koloniebildung zur vermehrten Einzelzellbildung einleiten. Ebenso veranlaßt

der Glukose auf die Koloniebildung.

Tabelle XII.

Auf 100 Einzelzellen kommen		Resultate
Kolonienzellen	Dactyl.-zellen	
24	14	Fast ausschließlich länglich-ovale Einzelzellen, selten Kolonien, und dann meistens im Zustande der Auflösung, ganz vereinzelte Dactylococcus-Stadien. Gute Zellvermehrung.
100	10	Dreifache Zunahme der Kolonien. Typische acutus-Formen. Bedeutende Zunahme der Zellvermehrung gegenüber $\frac{1}{2}$ K. N.
98	10	idem.
104	14	idem. Optimum der Koloniebildung.
80	17	idem. Optimum der Zellvermehrung.
82	21	idem. Schwache Zunahme der Dactylococcen. Abnahme der Zellvermehrung.
90	27	idem.
16	30	Rundlich-ovale Einzelzellen, mittelmäßige Zellvermehrung.
28	17	Wie nach 2 Wochen.
238	22	Vermehrte Koloniebildung noch schärfer als nach 2 Wochen ausgeprägt. Kolonien von allen Typen. Vereinzelt aus 8 Zellen, die nach 2 Wochen noch fehlten. Sehr gute Zellvermehrung.
264	21	idem.
298	19	Optimum der Koloniebildung. Zellen spindelförmig bis oval, etwas größer als in der Kontrolle. Ausgezeichnete Zellvermehrung. (Taf. I, Fig. 5.)
212	33	Abnahme der Kolonien etwas unter Kolonienzahl von $\frac{1}{2}$ K. N. + 0,05% Glukose, ovale Einzelzellen. Optimale Zellvermehrung.
204	61	idem. Sehr gute Zellvermehrung.
108	50	Weiterer Rückgang der Kolonien, doch noch dreimal mehr vorhanden als in der Kontrolle. Einzelzellen rundlich-oval. Gute Zellvermehrung.
80	34	Immer noch vermehrte Koloniebildung gegenüber der anorganischen Kontrolle. Kolonien aus ovalen Zellen. Rundliche Einzelzellen. Schwache Zellvermehrung. (Tafel I, Fig. 6.)
—	—	Riesen-Einzelzellen und Aggregate. Involutionsformen.

steigende Glukosekonzentration eine Gestaltsveränderung der Zellform vom länglichen zum rundlichen Zelltypus und eine Größenzunahme der Zellen.

Glukose begünstigt die Bildung der Dactylococcus-Stadien.

Scenedesmus caudatus.

Tabelle XIII. *Scenedesmus caudatus*: Einfluß der Glukose auf die Koloniebildung.

Versuchsdatum	Glukose- zusatz in ‰ zu $\frac{1}{2}$ K. N.	Einzelzellen	Kolonien		
			2zellig	4zellig	8zellig
Beimpft 15. VII. 18	—	100	40	185	—
Untersucht 15. VIII. 18	0,05—5 ‰	Nur typische Kolonien.			

Bei einem Zusatz von 0.05% Glukose zur anorganischen Grundnährlösung verschwinden die Einzelzellen von *Scenedesmus caudatus*

Tabelle XIV. *Coelastrum proboscideum*: Einfluß[illegible]

vollständig zugunsten der tafeligen caudatus-Kolonien. Ein eigentliches Optimum der Koloniebildung ist nicht vorhanden, da die Coenobien gleichmäßig von 0,05 bis 5⁰/₁₀ Glukose vorhanden sind. Selbst noch in 5⁰/₁₀ Glukose tritt die Konzentrationswirkung hinter der spezifischen die Koloniebildung begünstigenden Wirkung der Glukose zurück. Nur die schwache Abrundung der Zellen, welche die tafelförmigen Kolonien zusammensetzen und die äußerst seltene Bildung von chlorella-ähnlichen Aggregaten deuten auf Konzentrationswirkungen hin.

Coelastrum proboscideum (Tabelle XIV).

Auch bei Coelastrum proboscideum befördert schon ein Glukosezusatz von 0,05⁰/₁₀ die Koloniebildung und die Entstehung vielzelliger Coenobien der Glukose auf die Koloniebildung.

Tabelle XIV.

Auf 100 Einzelzellen kommen Kolonienzellen				Resultate
Micropor.- Typus	Sphaeric.- Typus	Probosc.- Typus	total	
56	780	424	1260	Kolonien, vorwiegend Typus sphaericum und proboscideum, überwiegen schwach über die Einzelzellen. Mittelmäßige bis gute Zellvermehrung.
64	980	816	1860	Zunahme der Kolonien, besonders auch der Zahl der Zellen, welche die Kolonien zusammensetzen. Bessere Zellvermehrung als in $\frac{1}{2}$ K. N.
192	1496	1704	3392	Zunahme der Kolonien auf das Zweifache der Kontrolle (Zellenzahl der Kolonien auf das Dreifache). Auffallende Vermehrung der Coenobien aus 16 Zellen. Zunahme der Zellvermehrung.
468	1960	2264	4692	Optimum der Koloniebildung. Prädominieren der Kolonien aus 16 Zellen.
176	1100	860	2136	Abnahme der Kolonien, insbesondere der vielzelligen Coenobien: Prädominieren des sphaericum-Typus. Vereinzelte Aggregate aus runden und proboscideum-Zellen. Optimum der Zellvermehrung.
72	512	363	948	Wie in $\frac{1}{2}$ K. N. + 0,5 ⁰ / ₁₀ Glukose. Weitere Abnahme der Kolonien. Aggregate aus runden Zellen, sehr gute Zellvermehrung.
136	208	224	568	Überwiegen der Einzelzellen über die Kolonien. Zellvermehrung immer noch besser als in $\frac{1}{2}$ K. N. In allen Konzentrationen bis 2,5 ⁰ / ₁₀ Glukose ist das Kulturaussehen frisch-grün.
—	—	—	—	Zustand der Auflösung. Runde Einzelzellen in allen Größen. Vereinzelte Kolonien nach dem microporum-Typus. Aggregatbildungen. Schwächere Zellvermehrung als in der Kontrolle. Hellgrünes Aussehen der Kultur.
—	—	—	—	Sehr schlechte Zellvermehrung, Involutionsformen.

merkbar: das Optimum der Koloniebildung liegt schon bei 0,05 % Glukose. Von 0,5 % Glukose an aufwärts sinkt die Kolonienzahl unter diejenige der Kontrolle, und die Einzelzellen und Aggregate nehmen zu.

Auffallend ist die starke Ausbildung der Gallerte in den Glukosekulturen; dabei entstehen in höhern Konzentrationen Formen, die an *Coelastrum pulchrum* gemahnen (vgl. Senn: 1899, S. 64. Fig. 16).

Zusammenfassung über den Einfluß der Glukose.

Die spezifische Wirkung der Glukose äußert sich in folgenden Faktoren:

1. Einwirkung auf die Zellvermehrung.

Alle vier Algen zeigen in bestimmten Glukosekonzentrationen eine bedeutend bessere Zellvermehrung, als in der anorganischen Kontrolle. Freilich ist die Förderung der Zellvermehrung durch die Glukose bei den vier Algen recht verschieden. Eine auffallend starke Zellvermehrung der Glukose auf die Koloniebildung.

Tabelle XV.

Auf 100 Einzelzellen kommen		Resultate
Aggregatzellen	Kolonienzellen	
414	1000	Höckerige und runde Einzelzellen, Aggregate und Kolonien. Gute Zellvermehrung.
749	1924	Zunahme der Kolonien um das Zweifache der anorganischen Kontrolle. Kein Unterschied im Habitus. Bessere Zellvermehrung als in $\frac{1}{4}$ K. N. ohne Glukosezusatz. Optimum der Koloniebildung.
405	1352	Abnahme der Kolonien gegenüber $\frac{1}{4}$ K. N. + 0,05 % Glukose.
379	1072	Zahlenmäßiges Verhältnis von Einzelzellen und Kolonien, wie in der Kontrolle. Optimale Zellvermehrung.
272	928	Kolonienzahl sinkt unter die der Kontrolle, starke Ausbildung der Gallerte. Zellvermehrung etwas besser als in der Kontrolle.
668	624	Starke Zunahme der kettenförmigen Aggregate und höckerigen Einzelzellen. Kugelige Zellen sehr selten. Kolonien aus großen Zellen bestehend. Hat ihre Zahl auch abgenommen, so nimmt doch die Zahl der Zellen, die die Kolonien zusammensetzen, zu. Gallerte sehr stark ausgebildet. Mittelmäßige Zellvermehrung, schlechter als in der Kontrolle.
423	296	Wie in $\frac{1}{4}$ K. N. + 1 % Glukose. Auffallend starke Ausbildung der Gallerte. Verczelte Involutionsformen. Schlechte Zellvermehrung.

mehrung zeigt *Scenedesmus caudatus*. In ziemlichem Abstände folgen *Coelastrum proboscideum* und *Scenedesmus acutus*, während *Coelastrum reticulatum* im Herbst die autotrophe Ernährungsweise der heterotrophen vorzieht. Im allgemeinen ist die Vermehrung in Glukose im Herbst schwächer als im Frühjahr und Sommer. Die Intensität der die Zellvermehrung befördernden Wirkung der Glukose ist in hohem Maße von der Konzentration der anorganischen Grundnährlösung abhängig.

2. Wirkung auf die Koloniebildung.

Schon ein minimaler Zusatz von Glukose bewirkt eine Vermehrung der Kolonienzahl gegenüber der anorganischen Kontrolle. Das Optimum der Koloniebildung wechselt von Spezies zu Spezies. Die die Koloniebildung befördernde Wirkung der Glukose wird stets durch die Konzentration der anorganischen Grundnährlösung und durch den jahreszeitlichen Einfluß modifiziert. Vom Optimum der Koloniebildung an aufwärts macht sich der Einfluß der Konzentrationserhöhung darin bemerkbar, daß die Kolonienzahl allmählich abzunehmen beginnt. Die Grenzkonzentration, bei welcher die Kolonienzahl der Glukosekulturen unter diejenige der anorganischen Kontrolle sinkt, wechselt von Spezies zu Spezies und unterliegt auch den jahreszeitlichen Faktoren.

3. Einwirkung der Glukose auf Hüllen und Form der Zelle.

In ältern Glukosekulturen zeigt sich eine besonders deutliche Ausbildung der Membran oder eine starke Vermehrung der Gallerte (*Coelastrum reticulatum*) oft auch eine deutliche Verstärkung beider Zellhüllen. Diese Erscheinung ist jedenfalls mit den bei gewissen Bakterien, z. B. *Leuconostoc*, festgestellten Tatsachen in Parallele zu setzen, wo die Gallertbildung von der Glukosezufuhr ebenfalls stark beeinflußt wird.

Wie jegliche Konzentrationserhöhung bewirkt auch diejenige der Glukose eine Abrundung der Zellen; zugleich nehmen diese an Größe zu. In den maximalen Konzentrationen treten Formen auf, die an die Involutionsformen von Bakterien gemahnen.

4. Einwirkung der Glukose auf das Chlorophyll.

In ältern Glukosekulturen zeigt sich mit der Zeit ein Rückgang der Zellvermehrung. Dieser wird durch ein allmähliches Erblässen des Chlorophylls eingeleitet. Bei den vier Algen erfolgt dies je nach

ihren spezifischen Eigentümlichkeiten und nach der Jahreszeit verschieden rasch. Jede Algenspezies ist durch eine bestimmte Farbe ihrer Glukosekulturen charakterisiert.

Schon Beyerink (1890, S. 730) hat in seinen Untersuchungen über *Scenedesmus acutus* darauf aufmerksam gemacht, daß diese Alge auf glukosereichem Nährsubstrat ihre frischgrüne Farbe verliere, so daß man schließlich vom Chlorophyllfarbstoff kaum mehr etwas sehe. Dies wird auch durch die Arbeit von Matruchot und Molliard über *Stichococcus bacillaris* (1902, S. 200) bestätigt: „le glucose affaiblit donc dans une forte mesure la teinte verte de la chlorophylle, même lorsqu'on observe l'Algue en masse: il produit un véritable étiolement.“ (Chodat (1913) führt die Klassifikation der verschiedenen Rassen von *Scenedesmus caudatus* zum Teil an Hand ihres verschiedenen Verhaltens beim Erblassen bei Glukosezusatz durch.

2. Pepton.

In ihrer Arbeit zeigt Rayß (1915, S. 32), daß bei *Coelastrum proboscideum* geringe Mengen von Pepton genügen, um die Koloniebildung zu unterbinden und die Entstehung von runden Einzelzellen zu bewirken: „La désarticulation des cénobes des *Coelastrums* en leurs cellules constitutives pourrait être considérée comme un premier indice de la morbidité, comme un état plus ou moins anormal.“ Das von Rayß untersuchte *Coelastrum proboscideum* zeigt also ein ganz anderes Verhalten in der Zellvermehrung, als die von Artari (1901) und Beyerink (1890) untersuchten Pepton-Algen. Auch steht die Auffassung Beyerinks, daß *Scenedesmus acutus* ein Peptonorganismus sei, den Resultaten von Senn, Grintzesco und Andreesen gegenüber. Angesichts dieser Kontroversen mußte die Wirkung des Peptons auch auf die Zellvermehrung meiner vier Algen geprüft werden.

Die Versuchsanordnung wurde wie in den Glukosekulturen durchgeführt. Da ich feststellen wollte, wie sich die Algen bei Pepton als N-Quelle verhalten, ersetzte ich in der Knop'schen Nährlösung $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und KNO_3 durch äquimolekulare Mengen von CaCl_2 und KCl . Ich bezeichne diese modifizierte Knopsche Nährlösung mit K. N.₁.

Scenedesmus acutus (Tabelle XVI).

Die von mir untersuchte Rasse von *Scenedesmus acutus* zeigt im Pepton eine auffallend starke Zellvermehrung, schließt sich also in ihrem Verhalten dem von Beyerink untersuchten *Scenedesmus acutus*

Tabelle XVI. *Scenedesmus acutus*: Einfluß des Peptons auf die Zellvermehrung.

Versuchs- datum	Konzentration der anorgani- schen Grund- nährlösung	Peptonzusatz in ‰	Zellenzahl $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Makroskopisches Aussehen der Kultur
Beimpft	$\frac{1}{10}$ K. N	—	1500	hellgrün
15. IX. 18	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,05	2500	frischhellgrün
Untersucht	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,1	5000	"
13. X. 18	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,25	5600	frischgrün
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,5	6250	"
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	1	5000	intensiv dunkelolivgrün
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	1,5	5000	" "
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	2	Keine Zellvermehrung	" "

an. Einen einschneidenden Einfluß der Konzentration der anorganischen Grundnährlösung könnte ich nicht feststellen, nur daß im Herbst in $\frac{1}{10}$ K. N.₁ + 1,5 ‰ Pepton noch üppige Zellvermehrung herrschte, während in $\frac{1}{2}$ K. N.₁ + 1,5 ‰ Pepton die Zellvermehrung gänzlich unterbrochen war. Die Wirkung der anorganischen Grundnährlösung ist also bei Peptonzusatz nicht so stark ausgeprägt, was wohl durch die komplexe chemische Zusammensetzung, vielleicht auch durch anorganische Verunreinigung des Peptons erklärlich sein dürfte¹⁾. Mit steigender Konzentration werden die Algenzellen breitoval und nehmen an Größe bedeutend zu. So ist die Gesamtmasse (im Sinne von Volumen) der Zellen in $\frac{1}{10}$ K. N.₁ + 1,5 ‰ Pepton bedeutend größer als in $\frac{1}{10}$ K. N.₁ + 0,25 ‰ Pepton, obwohl die Zellvermehrung in beiden Peptonkonzentrationen ungefähr gleich ist. Dies zeigt, daß man aus dem makroskopischen Aussehen einer Kultur keine Schlüsse auf die Zellvermehrung ziehen darf. Auffallend ist auch die Tatsache, daß die Zellvermehrung bei $\frac{1}{10}$ K. N.₁ + 2 ‰ Pepton plötzlich aufhört.

Die Zufuhr von Pepton bewirkt mit steigender Konzentration ein starkes Ergrünen der Algenzellen vom frischen Hellgrün bis zum intensiven Dunkelolivgrün.

¹⁾ Ich möchte darauf hinweisen, daß die im Handel käuflichen Peptonpräparate in ihrer Wirkung auf die Zellvermehrung voneinander oft abweichen, so daß das Maximum der Zellvermehrung von *Scenedesmus acutus* bei den verschiedenen Peptonpräparaten verschieden ist, doch wird der Gesamtecharakter der Resultate dadurch nicht beeinflusst.

Schon die Zugabe minirer Mengen von Pepton bewirkt die ausschließliche Bildung von Einzelzellen. Diese Wirkung dominiert fast gänzlich über den Einfluß der Konzentration der anorganischen Grundnährlösung. Im Frühjahr kommt letzterer überhaupt nicht zur Geltung, während im Herbst in $\frac{1}{10}$ K. N.₁ + 0,05 % und $\frac{1}{10}$ K. N.₁ + 0,1 % Pepton vereinzelte Kolonien auftreten.

Scenedesmus caudatus.

Im Einfluß des Peptons auf die Bildung der Einzelzellen schließt sich *Scenedesmus caudatus* dem *Scenedesmus acutus* an, indem auch er ausschließlich Einzelzellen bildet, zeigt aber in der Zellvermehrung ein entgegengesetztes Verhalten. *Scenedesmus caudatus* vermehrt sich nur in Konzentrationen bis zu 0,5 % Pepton, wächst aber trotz des frischgrünen Aussehens der Kultur in allen Peptonkonzentrationen schwächer als in der K. N.-Kontrolle.

Coelastrum proboscideum (Tabelle XVII).

Die Zellvermehrung ist in allen Peptonkulturen durchwegs geringer als in den anorganischen Kontrollen und nimmt mit steigender Konzentration immer mehr ab. Alle Zellen der Peptonkulturen sind frisch hellgrün bis dunkelgrün.

Schon Rayß hat, wie bereits erwähnt, festgestellt, daß Peptonzugabe bei *Coelastrum proboscideum* die Bildung von runden Einzelzellen bewirke. Damit stimmen meine Resultate überein. Nur wird diese Wirkungsweise in meinen Versuchen durch die verschiedenen Konzentrationen der Grundnährlösung und durch den jahreszeitlichen Einfluß etwas modifiziert: letzterer kommt bei *Coelastrum proboscideum* darum besonders augenfällig zum Ausdruck, weil ja die Tendenz zur Koloniebildung bei ihm im Herbst besonders stark zunimmt.

Infolge der mäßigen Zellvermehrung und der abnormen Formen, muß ich darauf verzichten, in der Tabelle das Zahlenverhältnis der verschiedenen Formen anzugeben.

Im Versuch vom 16. V. bis 14. VI. 18 kommt der formative Einfluß der Konzentration nicht zum Ausdruck, wie er auch in $\frac{1}{2}$ K. N. und $\frac{1}{10}$ K. N. noch ziemlich verwischt ist. Schon 0,05 % Pepton bewirkt in $\frac{1}{10}$ K. N.₁ und $\frac{1}{2}$ K. N.₁ eine gleichmäßige Bildung von runden Einzelzellen und Aggregaten. Mit steigender Peptonkonzentration nimmt dann die Zellgröße ungeheuer stark zu, so daß in den maximalen Konzentrationen Riesenzellen und Zerrformen entstehen.

Tabelle XVII. Coelastrum proboscideum: Einfluß des Peptons auf die Bildung von Einzelzellen und Kolonien.

Versuchsdatum	Konzentration der anorganischen Grundnährlösung	Pepton-zusatz in ‰	Resultate
Beimpft	$\frac{1}{10}$ K. N.	—	Fast ausnahmslos Einzelzellen.
16. V. 18	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,05	Runde Einzelzellen, Größe wie in der Kontrolle, vereinzelte Aggregate.
Unters.			
14. VI. 18	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,1	Idem. Zellgröße nimmt bedeutend zu.
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,25	Runde Zellen in allen Größen, vereinzelte abnorme Formen.
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,5	Runde Riesenzellen und abnorme Formen.
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	1	Idem. Nur noch stärker ausgeprägt.
	$\frac{1}{2}$ K. N.	—	Fast ausnahmslos Einzelzellen.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,05	Wie in: $\frac{1}{10}$ K. N. ₁ + 0,05 ‰ Pepton.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,1	" " $\frac{1}{10}$ K. N. ₁ + 0,1 ‰ Pepton.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,25	" " $\frac{1}{10}$ K. N. ₁ + 0,25 ‰ Pepton.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,5	" " $\frac{1}{10}$ K. N. ₁ + 0,5 ‰ Pepton.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	1	" " $\frac{1}{10}$ K. N. ₁ + 1 ‰ Pepton.
Beimpft	$\frac{1}{10}$ K. N.	—	Kolonien.
16. IX. 18	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,05	Fast lauter sphaericum-microporumartige kompakte Kolonien und vereinzelte runde Einzelzellen.
Unters.			
16. X. 18	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,1	Runde Einzelzellen, chlorellaähnliche Aggregate und vereinzelte microporum-Kolonien. Zellen größer als in 0,05 ‰ Pepton.
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,25	Zustand völliger Auflösung, nur runde Einzelzellen und Aggregate.
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	0,5	Idem. Zellen nehmen weiter an Größe zu.
	$\frac{1}{10}$ K. N. ₁	1	Idem. 0,5 ‰.
	$\frac{1}{2}$ K. N.	—	Kolonien, vereinzelte Einzelzellen.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,05	Nur runde Einzelzellen in verschiedenen Größen u. chlorellaähnliche Aggregate, keine typischen Kolonien mehr.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,1	Idem.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,25	Nur große runde Einzelzellen und Aggregate.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	0,5	Idem. $\frac{1}{10}$ K. N. ₁ + 0,5 ‰ Pepton.
	$\frac{1}{2}$ K. N. ₁	1	Idem.

Sehr schön zeigt sich dagegen im Herbstversuch die Einwirkung der anorganischen Grundnährlösung, indem die die Koloniebildung befördernde Wirkung von $\frac{1}{10}$ K. N.₁, sich noch deutlich bis zu einem

Peptongehalt von 0,1 % bemerkbar macht. Erst in 0,25 % Pepton dominiert dessen Wirkungsweise über die von $\frac{1}{10}$ K. N., während bei $\frac{1}{2}$ K. N. schon 0,05 % Pepton die Koloniebildung vollständig aufhebt.

Coelastrum reticulatum.

Coelastrum reticulatum verhält sich in Pepton ähnlich wie *Coelastrum proboscideum*, doch wirkt hier die Zugabe von Pepton direkt hemmend auf die Zellvermehrung.

Zusammenfassung.

Die Zufuhr von Pepton bewirkt gerade die entgegengesetzte Wirkung der Glukose, indem sie die Bildung von Einzelzellen herbeiführt. Relativ geringe Mengen genügen um die Entstehung der Kolonien zu verhindern. Die Wirkung des Peptons wird durch die Konzentration der Grundnährlösung und durch die Jahreszeit modifiziert. Das Beispiel von *Scenedesmus acutus* zeigt, daß die Entstehung der Einzelzellen, im Gegensatz zur Auffassung von Rayß, nicht durch die wachstumschädigende Wirkung des Peptons, sondern durch dessen spezifische chemische Beschaffenheit bedingt ist. Daß die Bildung der Einzelzellen nicht auf die Abwesenheit von anorganischem Stickstoff zurückzuführen ist, geht daraus hervor, daß ich in Peptonkulturen mit der ursprünglichen K. N. dieselben Resultate erhielt.

Alle vier Algen sind imstande den organischen Stickstoff zu assimilieren, zeigen aber in ihrer Zellvermehrung ein ganz verschiedenes Verhalten. Bei *Scenedesmus acutus* wirkt ein Zusatz von Pepton sehr stark fördernd auf die Zellvermehrung, während er sie bei *Scenedesmus caudatus* und *Coelastrum proboscideum* im Vergleich zur anorganischen Kontrolle hemmt. Bei *Coelastrum reticulatum* schädigt das Pepton die Zellvermehrung. Diese Alge scheint vorwiegend autotroph zu sein.

Wie schon Artari (1901), Rayß (1915) und andere erwähnten, ist das Pepton auf die Bildung und Erhaltung des Chlorophylls von Einfluß. Die Kulturen und die einzelnen Zellen zeigen je nach der Konzentration des Peptons eine frischgrüne bis intensivdunkelgrüne Farbe und behalten diese im Gegensatz zu den Glukosekulturen auch während längerer Kulturdauer bei.

D. Einfluß der Kohlensäure.

Seems (1899. S. 49) Angaben, daß CO_2 die Bildung von Kolonien befördere, veranlaßte mich den Einfluß von CO_2 auf Zellvermehrung und Koloniebildung eingehend zu untersuchen.

Als Grundkonzentration der Knop'schen Nährlösung wählte ich in Analogie mit den vorhergehenden Versuchen $\frac{1}{10}$ K. N. und $\frac{1}{2}$ K. N. Die beimpften Kölbchen wurden unter Glasglocken von 5200 ccm Rauminhalt gebracht, die auf Pumpenteller montiert mit einem bestimmten Gemisch von Luft und CO_2 gefüllt wurden. Die Mengenverhältnisse sind aus den Tabellen zu ersehen. Eine Kontrolle befand sich in der gewöhnlichen Zimmerluft, ohne von einer Glasglocke bedeckt zu sein.

Scenedesmus acutus (Tabelle XVIII).

Alle CO_2 -Kulturen von *Scenedesmus acutus* zeigen eine ausgezeichnete Zellvermehrung. Die Zellvermehrung ist in $\frac{1}{10}$ K. N. + 1 bis 2% CO_2 besser als in $\frac{1}{2}$ K. N. + 1 bis 2%, während sie umgekehrt in $\frac{1}{2}$ K. N. + 5 bis 10% CO_2 besser ist als in den entsprechenden CO_2 -Konzentrationen mit $\frac{1}{10}$ K. N.

Tabelle XVIII.

Scenedesmus acutus:

Versuchs- datum	Konzentration der K. N.	CO_2 in Volum- prozent	Auf 100 Einzelzellen kommen						
			Dactylococcen				Kolonien		
			2 zellig	3 zellig	4 zellig	8 zellig	2 zellig	4 zellig	total
Beimpft 9. VIII. 18 Untersucht 1. IX. 18	$\frac{1}{10}$	—	—	—	—	—	17	49	66
	$\frac{1}{10}$	1	—	—	—	—	21	135	156
	$\frac{1}{10}$	2,5	—	—	—	—	20	74	94
	$\frac{1}{10}$	5	21	4	5	2	4	5	9
	$\frac{1}{10}$	10	3	4	2	1	3	7	10
	$\frac{1}{2}$	—	—	—	—	—	6	—	6
	$\frac{1}{2}$	1	—	—	—	—	8	9	17
	$\frac{1}{2}$	2,5	—	—	—	—	75	14	89
	$\frac{1}{2}$	5	11	3	5	—	10	5	15
	$\frac{1}{2}$	10	15	2	3	—	3	2	5

CO₂ wirkt auf die Koloniebildung begünstigend ein. In den Kulturen mit $\frac{1}{10}$ K.N. als Grundnährlösung liegt das Optimum bei 1% CO₂, was freilich nicht ausschließt, daß es tatsächlich in niedrigeren Konzentrationen liegt. Die Kolonien haben gegenüber $\frac{1}{10}$ K. N. um mehr als die Hälfte zugenommen. In 2.5% CO₂ tritt nun schon wieder die Konzentrationswirkung ein, indem die Anzahl der Kolonien abnimmt, aber noch immer über der Kolonienzahl der Kontrolle bleibt. Erst bei 5% CO₂ nimmt die Bildung der Einzelzellen, begleitet von Dactylococcusstadien, stark überhand.

Etwas anders verhält sich die Optimumkurve von $\frac{1}{2}$ K. N. + CO₂. Das Optimum der Koloniebildung liegt bei 2.5% CO₂. Die Kolonienzahl ist hier 15mal größer als in $\frac{1}{2}$ K. N.; noch in 10% CO₂ treten vereinzelte 4zellige Coenobien auf, die in der Kontrolle völlig fehlen.

Es zeigen sich also auch wie bei den Glukose-Versuchen für die Koloniebildung und die Zellvermehrung bestimmte Beziehungen zwischen der Konzentration der anorganischen Nährlösung und der zugegebenen CO₂-Menge.

Scenedesmus caudatus.

Der ausgeprägte Einfluß des CO₂ auf die Koloniebildung zeigt sich bei Scenedesmus caudatus noch auffallend stark in 10% CO₂, wo

Tabelle XVIII.

Auf 100 Einzelzellen kommen Kolonienzellen	Resultate	
230	Einzelzellen und Kolonien.	
582	Zunahme der Kolonien um mehr als das Doppelte. Optimum der Koloniebildung.	
336	Abnahme der Kolonien, doch immer noch mehr als in der Kontrolle.	
28	Zustand der Auflösung, charakterisiert durch Einzelzellen, Dactylococcusformen und vereinzelte Kolonien.	
34	Idem.	
12	Fast ausschließlich Einzelzellen.	
52	Zunahme der Kolonien aus 4 und 2 Zellen, erstere fehlen in der Kontrolle vollständig.	
206	Optimum der Koloniebildung.	
40	Abnahme der Kolonien, doch noch immer mehr als in der Kontrolle. Dactylococcusstadien häufig.	
14	Vorwiegend Einzelzellen und Dactylococcusformen. Kolonien selten.	

sowohl in $\frac{1}{10}$ K. N. als auch in $\frac{1}{2}$ K. N. typische caudatus-Coenobien vorhanden sind (Taf. I, Fig. 11, 12), die im Gegensatz zu den 2- und 4zelligen der Kontrolle (Taf. I, Fig. 9, 10) meistens aus acht Zellen bestehen.

Coelastrum proboscideum (Tabellè XIX).

Tabelle XIX.

Coelastrum proboscideum.

Versuchs- datum	Konzentration der K. N.	CO ₂ in Volumprozent	Auf 100 Einzelzellen kommen Kolonien																		total
			Micr.- Typus	Sphaericum-Typus						Proboscideum-Typus						Microporum- Typus total	Sphaericum- Typus total	Proboscideum Typus total			
				4zellig	4zellig	8zellig	12zellig	16zellig	24zellig	32zellig	4zellig	8zellig	12zellig	16zellig	24zellig				32zellig		
Beimpft 11. VIII. 18	$\frac{1}{10}$	—	—	271	116	—	—	—	—	429	115	—	—	—	—	—	387	544	931		
Unters. 2. IX. 18	$\frac{1}{10}$	1	—	86	243	—	—	—	—	615	243	8	2	—	—	—	329	868	1197		
	$\frac{1}{10}$	2,5	—	88	198	22	—	—	—	341	319	20	4	2	3	—	308	689	997		
	$\frac{1}{10}$	5	—	10	61	1	—	—	—	140	75	10	3	2	—	—	72	230	302		
	$\frac{1}{10}$	10	—	21	18	—	—	—	—	81	62	14	4	—	1	—	39	162	201		
	$\frac{1}{2}$	—	—	3	—	—	—	—	—	30	2	—	—	—	—	—	3	32	35		
	$\frac{1}{2}$	1	12	32	44	—	—	—	—	32	20	—	—	—	—	12	76	52	140		
	$\frac{1}{2}$	2,5	—	70	110	10	5	3	4	40	105	5	15	13	4	—	202	182	384		
	$\frac{1}{2}$	5	—	43	31	6	4	2	5	74	68	3	6	5	1	—	91	157	248		
	$\frac{1}{2}$	10	4	60	24	6	1	—	—	81	27	4	4	3	—	4	91	119	210		

Tabelle XIX und Textfig. 3 und 4 geben den Einfluß des CO_2 auf die Koloniebildung und Zellvermehrung besonders gut wieder.

Interessant ist auch ein Vergleich der beiden Zellvermehrungskurven (Fig. 4). Die Kurve von $\frac{1}{2}$ K. N. + CO_2 steigt ziemlich gleichmäßig proportional der CO_2 -Konzentration bis zur höchst angewandten CO_2 -

Einfluß von CO_2 .

Tabelle XIX.

Microporum-Typus	Auf 100 Einzelzellen kommen Kolonienzellen				Zellenzahl von allen Formen pro Zählfläche $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Resultate
	Sphaericum-Typus	Proboscideum-Typus	total			
—	2012	2636	4648	2625		Überwiegend Kolonien zu 4 und 8 Zellen nach dem proboscideum- und sphaericum-Typus, sehr gute Zellvermehrung.
—	2288	4532	6820	3800		Schwache Zunahme der Kolonien und der Anzahl der Zellen, welche die Kolonien zusammensetzen. Überwiegen der proboscideum-Formen über die sphaericum-Formen. Zunahme der Zellvermehrung.
—	2200	4364	6564	5100		Schwache Abnahme der Kolonien, deren Anzahl aber stets noch über derjenigen der Kontrolle steht. Zunahme der 8- bis vielzelligen Kolonien. Verhältnis von sphaericum- und proboscideum-Zellenformen: 1:2. Zellvermehrung ist zweimal stärker als in $\frac{1}{10}$ K. N. ohne CO_2 .
—	540	1376	1916	6575		Kolonienzahl sinkt um das dreifache unter die Kolonienzahl der Kontrolle. Verhältnis von sphaericum- und proboscideum-Formen: 1:4. Zellvermehrung ist $2\frac{1}{2}$ mal größer als in der Kontrolle.
—	228	1084	1312	6545		Vierfache Abnahme der Kolonien gegenüber der Kontrolle. Zellvermehrung und Habitus wie in $\frac{1}{10}$ K. N. + 5% CO_2 .
—	12	136	148	1000		Vorwiegend Einzelzellen und proboscideum-Kolonien aus 4, selten aus 8 Zellen. Zellvermehrung $1\frac{1}{2}$ mal schwächer als in $\frac{1}{10}$ K. N.
48	480	288	816	1800		Dreifache Zunahme der Kolonien gegenüber $\frac{1}{2}$ K. N., starke Zunahme der 8zelligen Kolonien. Zellvermehrung nimmt um das Doppelte zu.
—	1560	1740	3300	5850		Optimum der Koloniebildung. (11fache der Kontrolle.) Kolonien aus 4 bis 32 Zellen bestehend. Zellvermehrung sechs mal stärker als in der Kontrolle.
—	764	1124	1888	9700		Abnahme der Kolonien vom 11fachen (bei 2,5% CO_2) auf das 7fache der Kontrolle. Habitus gleich wie in $\frac{1}{2}$ K. N. + 2,5% CO_2 . Zellvermehrung 10mal stärker als in der Kontrolle.
16	520	724	1260	15800		Abnahme der Kolonien vom 7fachen (bei 5% CO_2) auf das 6fache der Kontrolle. Zellvermehrung 16mal größer als in der Kontrolle ($\frac{1}{10}$ K. N.), 6mal stärker als in $\frac{1}{2}$ K. N. und 2,4mal stärker als in $\frac{1}{10}$ K. N. + 10% CO_2 .

Konzentration, nämlich 10% CO_2 . Hier ist die gefundene Zellenzahl 16mal größer als in der Kontrolle. Bei $\frac{1}{10}$ K. N. + CO_2 liegt das Optimum etwa in der Mitte zwischen 5 und 10% CO_2 und die Zellvermehrung ist nur zweieinhalbmal so groß wie in der Kontrolle. Obwohl die Zellvermehrung in $\frac{1}{10}$ K. N. $2\frac{1}{2}$ mal stärker ist als in $\frac{1}{2}$ K. N., ist nur diejenige in $\frac{1}{10}$ K. N. + 1% CO_2 größer als in $\frac{1}{2}$ K. N. + 1% CO_2 .

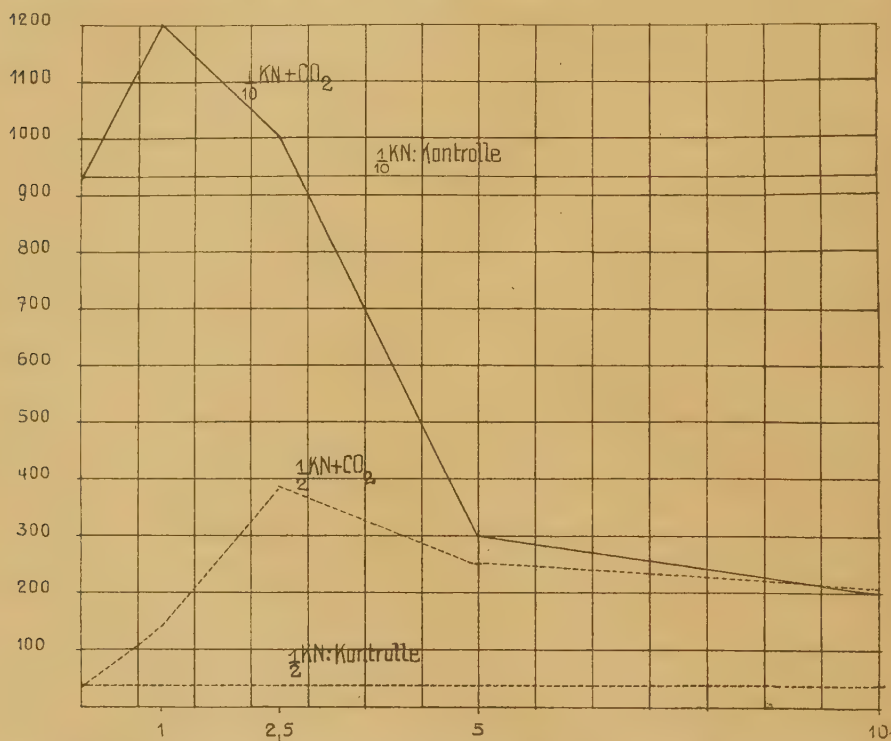


Fig. 3. *Coelastrum proboscideum*: Einfluß von CO_2 auf die Koloniebildung.

Ordinate: Anzahl der Kolonien auf 100 Einzelzellen.

Abscisse: Konzentrationen von CO_2 in Volumprozenten.

In den höchsten Konzentrationen bleibt die Zellvermehrungskurve für $\frac{1}{10}$ K. N. + CO_2 hinter derjenigen für $\frac{1}{2}$ K. N. + CO_2 bedeutend zurück.

Die beiden Optimumkurven (Fig. 3), welche die Wirkung des CO_2 auf die Koloniebildung bei *Coelastrum proboscideum* veranschaulichen, zeigen einen ähnlichen Verlauf wie bei *Scenedesmus acutus*. Bei $\frac{1}{10}$ K. N., wo die Tendenz zur Koloniebildung schon durch die Nährlösung bedingt wird, zeigt sich die koloniebildende Wirkung lange nicht so

stark wie bei $\frac{1}{2}$ K. N. Das Optimum liegt schon bei 1% CO_2 (eventuell noch niedriger) und nicht bedeutend über der Kolonienzahl von $\frac{1}{10}$ K. N. Von 2,5% CO_2 an aufwärts macht sich der hemmende

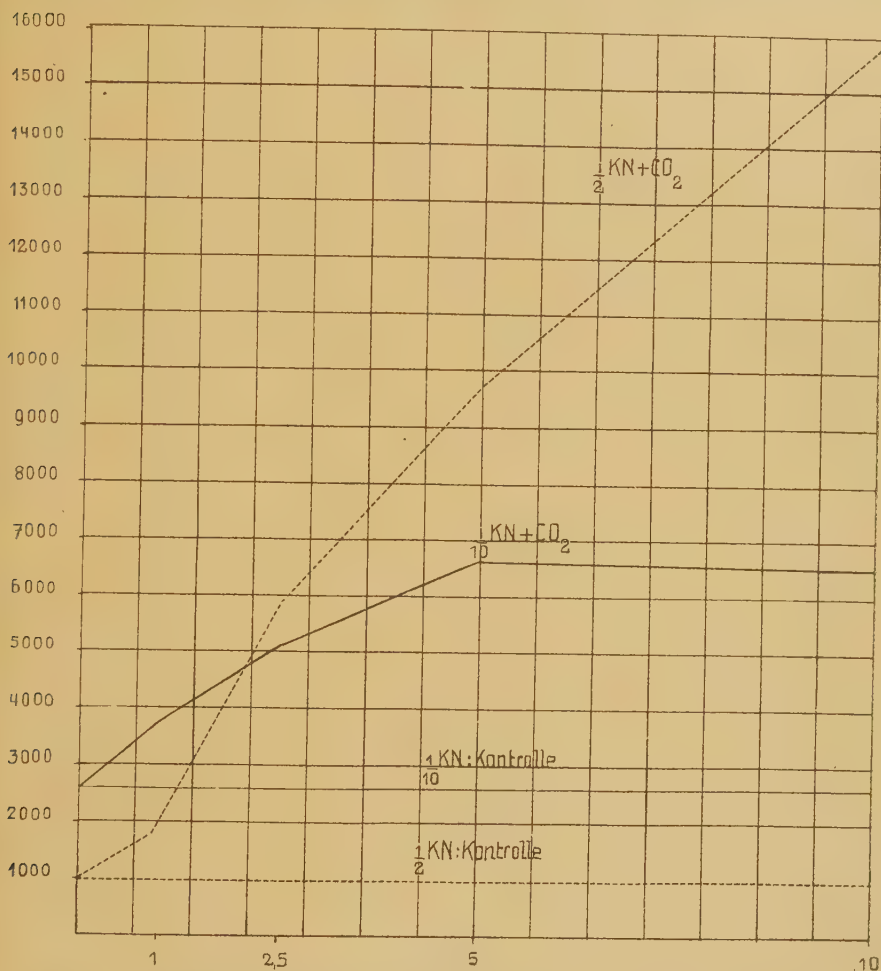


Fig. 4. *Coelastrum proboscideum*: Einfluß von CO_2 auf die Zellvermehrung.

Ordinate: Zellenzahl bezogen auf $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000.

Abszisse: Konzentration von CO_2 in Volumprozenten.

Einfluß der hohen Konzentrationen bemerkbar. Ganz anders die Optimumkurve von $\frac{1}{2}$ K. N. Hier bewirkt die Zugabe von CO_2 eine starke Vermehrung der Kolonien gegenüber der Kontrolle in $\frac{1}{2}$ K. N. In 1% CO_2 hat die Kolonienzahl um das Vierfache zugenommen, in

Zusammenfassung.

Bei allen vier Algen nimmt bei Gegenwart von CO_2 die Zellvermehrung zu. Diese zeigt in der Abhängigkeit von der Konzentration dasselbe Verhalten, wie es in den Glukosekulturen festgestellt wurde. Die Neigung zu intensiverer Zellvermehrung bei Gegenwart von CO_2 wechselt von Spezies zu Spezies. Ausgezeichnet vermehrt sich *Coelastrum proboscideum*, etwas schwächer *Scenedesmus acutus* und *Scenedesmus caudatus*, während *Coelastrum reticulatum* nur bis 2,5% CO_2 sich stärker als in der Kontrolle vermehrt.

Jedenfalls zeigen diese Versuche zur Genüge, daß der CO_2 -Gehalt des Wassers bei der Produktion des Phytoplanktons eine wesentliche Rolle spielt.

Die Zugabe von CO_2 fördert die Koloniebildung in weitgehendem Maße. Der Wirkungsgrad dieses Gases hängt aber von der Konzentration der anorganischen Nährlösung ab und wird auch durch die Jahreszeit modifiziert.

Einfluß von CO_2 .

Tabelle XX.

Auf 100 Einzelzellen kommen		Zellenzahl von allen Formen pro Zählfläche $\frac{1}{2}$ K. N. = 1000	Resultate
Aggregatzellen	Kolonienzellen		
296	392	2000	Höckerige Einzelzellen, Aggregate und Kolonien.
205	556	2500	Zellenzahl der Kolonien größer als in $\frac{1}{10}$ K. N., auf die Vermehrung der 8zelligen Coenobien zurückzuführen. Zellenvermehrung nur wenig stärker als in der Kontrolle.
346	992	2150	Doppelt soviel Kolonien wie in der Kontrolle. Zellvermehrung nicht größer als in $\frac{1}{10}$ K. N.
—	—	—	Runde Riesenzellen, vereinzelte reticulatum-Kolonien, meistens microporumähnliche Kolonien und chlorellaartige Aggregate. Schlechte Zellvermehrung.
300	1680	1000	Vorwiegend reticulatum-Kolonien, daneben Aggregate und höckerige Einzelzellen.
195	1672	5000	Schwache Abnahme der Koloniebildung. Zunahme der Zahl der Zellen, welche die Kolonien zusammensetzen. Fünfmal stärkere Zellvermehrung als in $\frac{1}{2}$ K. N.
260	1376	3000	Idem. Zellvermehrung nur dreimal so stark wie in der Kontrolle.
—	—	—	Gleich wie in $\frac{1}{10}$ K. N. + 5% CO_2 .

Die Kontrollen, auf die ich die Zunahme der Zellvermehrung und der Koloniebildung bezog, befanden sich in freier Zimmerluft, so daß durch die Wattebüsche ein kontinuierlicher Gasaustausch stattfinden konnte. Daneben hatte ich noch eine zweite Kontrollserie in gewöhnlicher Zimmerluft, die aber durch eine Glasglocke hermetisch abgeschlossen war, so daß die Luft nicht erneuert werden konnte. Es zeigte sich nun, daß in diesen Kulturen allgemein mehr Einzelzellen vorhanden waren und daß die Zellvermehrung ebenfalls etwas schwächer war, als in der gewöhnlichen Kontrolle, was offenbar darauf zurückzuführen ist, daß die geringe unter der Glasglocke vorhandene CO_2 -Menge ziemlich bald assimiliert worden war.

Diese Versuche stimmen mit denen von Senn überein, der festgestellt hatte, daß bei CO_2 -Reichtum Kolonien, bei CO_2 -Mangel und Sauerstoffreichtum dagegen Einzelzellen gebildet werden.

IV. Allgemeine Betrachtungen.

Die Abhängigkeit der Zellvermehrung von der Konzentration der Knopschen Nährlösung läßt sich durch eine Optimumkurve darstellen. Freilich verläuft diese nicht immer gleich, sondern verschiebt sich gesetzmäßig mit der Jahreszeit. Im Frühjahr liegt das Optimum der Zellvermehrung in relativ hohen Konzentrationen (0,0875—0,175 %), um gegen den Herbst in schwächere (0,0175—0,035 %) hinabzusteigen.

Wenn wir einer bestimmten Grundkonzentration der Knopschen Nährlösung bestimmte Verbindungen (Glukose, CO_2 , Pepton) zusetzen, so wirken diese in spezifischer Weise auf die Zellvermehrung ein. Doch sind hier die Verhältnisse sehr kompliziert, da die Vermehrung nicht nur verschiedener Spezies, sondern verschiedener Rassen derselben Spezies, durch die gleiche Verbindung verschieden beeinflußt wird. Ein treffendes Beispiel hierfür sind die verschiedenen Rassen von *Scenedesmus acutus* und *Scenedesmus caudatus*, die den bisherigen Forschern (Beyerink, Senn, Grintzesco, Chodat, Artari, Andreesen usw.) vorgelegen und in ihren Versuchen häufig verschieden reagiert haben:

Außerdem wird aber die spezifische Wirkungsweise der zugesetzten Verbindungen von der Konzentration der anorganischen Grundnähr-

lösung und durch den Einfluß der Jahreszeit tiefgehend modifiziert, wie dies die Versuche mit Glukose und CO_2 besonders deutlich zeigen.

Im Frühjahr unterbindet ein Glukosezusatz zu $\frac{1}{10}$ K. N. als Konzentration der anorganischen Grundnährlösung die Zellvermehrung vollständig, befördert sie dagegen außerordentlich bei $\frac{1}{2}$ K. N. als Grundkonzentration. Obwohl nun im Herbst die Zellvermehrung in $\frac{1}{10}$ K. N. stärker ist als in $\frac{1}{2}$ K. N., weisen die Glukosekulturen mit $\frac{1}{2}$ K. N. als anorganischer Grundkonzentration eine bedeutend bessere Zellvermehrung auf, als die Glukosekulturen mit $\frac{1}{10}$ K. N.

Dieselbe gesetzmäßige Beziehung zwischen der Konzentration der Grundnährlösung und der zugegebenen Kohlenstoffquelle findet sich auch in den CO_2 -Kulturen (Textfig. 4).

Die Erklärung für diese Versuche findet sich im Gesetz vom Minimum. Zwischen der Konzentration der anorganischen Grundnährlösung und derjenigen der C-Quelle besteht ein gesetzmäßiges Verhältnis. Nur wenn der Alge genügend anorganische Stoffe zur Verfügung stehen, ist sie imstande, die dargebotenen C-Verbindungen zu Zellsubstanz zu assimilieren oder diese C-Verbindungen voll auszunützen, was sich in der Zunahme der Zellvermehrung äußert.

Die im Sommer und Herbst konstatierte Herabsetzung des Minimums der Konzentration der anorganischen Grundnährlösung läßt sich möglicherweise darauf zurückführen, daß der Alge in der vorgerückten Jahreszeit für ihren Stoffwechsel mehr Energie in Form von Licht und Wärme zur Verfügung steht, mit deren Hilfe sie auch bei geringerer Zufuhr anorganischer Stoffe aus der C-Quelle komplizierte organische Moleküle aufzubauen vermag.

Analog der Zellvermehrung zeigt auch die Bildung von Einzelzellen oder Kolonien eine weitgehende Abhängigkeit von äußern Faktoren. Daß jedoch diese die von mir untersuchten Algen nicht in tiefgreifender Weise verändern, d. h. etwa sie zu Mutationen veranlassen, geht einwandfrei aus zwei der oben besprochenen Versuche hervor.

Scenedesmus caudatus bildet bei bestimmten Konzentrationen der anorganischen Grundnährlösung mit Glukosezusatz ausschließlich Kolonien (vgl. Tabelle XIII), während alle vier untersuchten Algen in einer bestimmten Pepton-Konzentration ausschließlich Einzelzellen bilden (vgl. S. 41). Da diese unter andern Bedingungen wieder Kolonien und die Kolonien von *Scenedesmus caudatus* z. B. in Pepton wieder ausschließlich Einzelzellen bilden, ist der Beweis erbracht, daß

die äußern Einflüsse weder eine allgemeine Mutation, noch die Mutation einzelner Individuen hervorgerufen haben.

Auf Grund meiner Beobachtungen ist es nun auch möglich einen tiefern Einblick in die physiologischen Vorgänge innerhalb der Algenzelle zu gewinnen, welche zur Koloniebildung führen.

Begünstigend auf die Koloniebildung wirken Glukose und CO_2 , hemmend, d. h. begünstigend auf die Bildung von Einzelzellen, wirken CO_2 -Mangel resp. Sauerstoffreichtum und Pepton.

Es liegt nun der Schluß nahe, daß die die Koloniebildung befördernde Wirkung von Glukose und CO_2 auf einen durch sie ermöglichten Überschuß an Kohlehydraten zurückzuführen ist, um so mehr als die Zellhüllen eine auffallend starke Entwicklung erfahren und ihre Bildung wohl an einen Überschuß von Kohlehydraten gebunden ist.

Berücksichtigt man noch, daß im Freien der Stärkegehalt der Algen im Herbst am größten ist und daß gleichzeitig die Tendenz zur Koloniebildung zunimmt, so geht auch hier einer Zunahme der Kohlehydrate eine vermehrte Koloniebildung parallel.

Umgekehrt dürfte die Bildung von Einzelzellen in Gegenwart von Pepton ihre Erklärung in vermehrter Eiweißbildung finden, um so mehr, als in den in Pepton gebildeten Zellen wenig Stärke abgelagert wird und ihre Zellhüllen (Membran und Gallerte) auffallend schwach ausgebildet sind. In demselben Sinne wirkt auch der O_2 -Reichtum des Mediums, der die Atmung und den Verbrauch der gebildeten Kohlehydrate fördert und nach Senns Untersuchungen ebenfalls zur Bildung von Einzelzellen führt.

Während die bisherigen Erklärungsversuche der Koloniebildung, nach denen diese die bei der Atmung ausgeschiedene CO_2 der Alge bewahren (Senn 1899, S. 98), oder die Schwebefähigkeit entsprechend der Konzentration, resp. der Viskosität der Nährlösung regulatorisch verändern soll (Rayß) zu keinem befriedigenden Resultat geführt haben, liefern meine Untersuchungen eine für alle bisherigen Beobachtungen zutreffende kausale Erklärung der Koloniebildung einzelliger Algen.

Diese kommt dadurch zustande, daß ein Überschuß an Kohlehydraten die Ausbildung der ebenfalls aus Kohlehydraten bestehenden Zellhüllen und damit auch die Koloniebildung fördert, während starke Atmung (CO_2 -Mangel) und Eiweißbildung (Pepton) den Gehalt der

Zellen an Kohlehydraten herabsetzt, was nur schwache Ausbildung der Zellmembran und infolgedessen nur die Einzelzellbildung erlaubt.

Hier liegt somit einer der interessanten Fälle vor, in welchem die kausale Erklärung einer Erscheinung gelungen ist, für welche jedoch noch keine befriedigende ökologische oder teleologische Erklärung geliefert werden konnte.

Resultate.

I. Abhängigkeit der Zellvermehrung von äußern Faktoren.

1. Die Abhängigkeit der Zellvermehrung von der Konzentration der Knop'schen Nährlösung läßt sich durch eine Optimumkurve darstellen.

2. Die Zellvermehrung ist einem gesetzmäßigen jahreszeitlichen Einfluß unterworfen, dem zufolge das Optimum im Frühjahr in höhern Konzentrationen (0,0875 ‰ K. N.), im Herbst dagegen in niedrigeren (0,0175—0,035 ‰ K. N.) liegt.

3. Glukose befördert die Zellvermehrung bei *Scenedesmus caudatus*, *Scenedesmus acutus* und *Coelastrum proboscideum*, während *Coelastrum reticulatum* darin nur mäßig gedeiht.

4. Pepton befördert die Zellvermehrung nur bei *Scenedesmus acutus*. *Coelastrum proboscideum* und *Scenedesmus caudatus* vermehren sich darin langsamer als in der Knop'schen Nährlösung, während bei *Coelastrum reticulatum* das Pepton die Vermehrung schädigt. Da diese Alge auch bei Zugabe von Glukose sich nicht wesentlich vermehrt, so ist sie als ausschließlich autotroph zu betrachten.

5. CO₂ befördert die Zellvermehrung bei allen vier Algen.

II. Abhängigkeit der Zellform von äußern Faktoren.

Hohe Konzentrationen einer Nährlösung bewirken Abrundung und Volumzunahme der Zelle.

III. Abhängigkeit der Chlorophyllbildung von äußern Faktoren.

1. Glukose bewirkt bei den vier Algen ein allmähliches Erblassen, doch tritt diese Erscheinung bei den einzelnen Spezies verschieden rasch ein. Jede derselben ist durch eine bestimmte Farbe ihrer Glukosekulturen charakterisiert.

2. Pepton begünstigt die Bildung und Erhaltung des Chlorophylls.

IV. Abhängigkeit der Bildung von Kolonien und Einzelzellen von äußern Faktoren.

1. Die Abhängigkeit der Bildung von Einzelzellen oder Kolonien von der Konzentration der Knop'schen Nährlösung läßt sich durch eine Optimumkurve darstellen. Im Optimum sind die Kolonien am stärksten entwickelt, während sie nach dem Minimum und Maximum hin seltener werden und die Einzelzellen zunehmen.

2. Die Koloniebildung ist einem jahreszeitlichen Einfluß unterworfen: Im Frühjahr liegt das Optimum in höhern Konzentrationen (0,0875 % K. N.) im Herbst dagegen in niedrigeren (0,0175—0,035 % K. N.).

3. Zwischen der Optimumkurve der Zellvermehrung und derjenigen der Koloniebildung scheinen keine gesetzmäßigen Beziehungen zu bestehen, da ihre Optima voneinander unabhängig sind.

4. Gegen den Herbst nimmt allgemein die Tendenz zur Koloniebildung zu.

5. Die Viskosität der Nährlösung scheint auf die Bildung von Kolonien oder Einzelzellen ohne Einfluß zu sein. Die Einzelzellen besitzen im Gegensatz zur Auffassung von Rayß eine geringere Sinkgeschwindigkeit als die Kolonien.

6. Glukose und CO₂ fördern die Koloniebildung.

7. Pepton bewirkt die Bildung von Einzelzellen.

8. Die Koloniebildung ist auf einen Überschuß an Kohlehydraten innerhalb der Zelle zurückzuführen.

Literatur.

1913. **Andreesen, H.**, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von *Scenedesmus acutus* Meyen. Dissert., Kiel.
1901. **Artari, A.**, Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. XIX, S. 7.
- 1902a. Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. XX, S. 172.
- 1902b. Über die Bildung des Chlorophylls durch grüne Pflanzen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. XX, S. 201.
1904. Der Einfluß der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grünen Algen I. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan., Bd. XL, S. 593.
1904. — II. Ebenda, Bd. XLIII, S. 177.
1909. Der Einfluß der Konzentration auf das Wachstum einiger Algen und Pilze III. Ebenda, Bd. XLVI, S. 443.

1890. **Beyerink, M. W.**, Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niedern Algen. Botan. Zeitung, Bd. XLVIII, S. 724.
1913. **Chodat, R.**, Monographie d'Algues en culture pure. Matériaux pour la flore cryptogamique suisse, Vol. IV, Fasc. 2.
1895. **Chodat, R. et J. Huber**, Recherches expérimentales sur le Pediastrum Boryanum. Berichte d. Schweiz. Botan. Gesellsch. 1895.
1902. **Chwolson, O. D.**, Lehrbuch der Physik, Bd. I., Braunschweig, Verlag von Vieweg & Sohn.
1871. **Famintzin, A.**, Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwicklungsgeschichte der niedern Pflanzenformen. Botan. Zeitung, Bd. LXXIV, S. 781.
1902. **Grintzesco, J.**, Recherches expérimentales sur la morphologie et la physiologie du Scenedesmus acutus Meyen. Bullet. de l'Herbier Boissier., Ire série, No. 3.
1896. **Klebs, G.**, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, Verlag von G. Fischer.
1894. **Landolt, H. u. R. Börnstein**, Physikalisch-chemische Tabellen. Berlin, Verlag von J. Springer.
1902. **Matruchot et Molliard**, Variations de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif. Revue générale de Botan., tome XIV., p. 193.
1902. **Ostwald, W.**, Zur Theorie des Plankton. Biolog. Zentralblatt, Bd. XXII, S. 596, 609.
1915. **Rayß, T.**, Le Coelastrum proboscideum Bohl. Étude de planctologie expérimentale suivie d'une révision des Coelastrums de la Suisse. Matériaux pour la flore cryptogamique suisse, Vol. V, Fasc. 2.
1899. **Senn, G.**, Über einige koloniebildende einzellige Algen. Allgem. Botan. Zeitg., Bd. LVII, S. 39.

Tafelerklärung. .

Tafel I.

Fig. 1—6. Scenedesmus acutus.

Fig. 1—4. Einfluß der Konzentration der Knop'schen Nährlösung. Versuch vom 22. VI. bis 20. VII. 18.

Fig. 1 in $\frac{1}{50}$ (0,0035%) K. N.

Fig. 2 in $\frac{1}{10}$ (0,0175%) K. N.

Fig. 3 in $\frac{1}{2}$ (0,0875%) K. N.

Fig. 4 in 5 (0,875%) K. N.

Fig. 5—6. Einfluß der Glukose. Versuch von 12. VIII. bis 9. IX. 18.

Fig. 5 in $\frac{1}{2}$ K. N. + 0,25% Glukose (vgl. Fig. 3: $\frac{1}{2}$ K. N. = anorgan. Kontrolle).

Fig. 6 in $\frac{1}{2}$ K. N. + 5% Glukose.

Fig. 7—12. Scenedesmus caudatus.

Fig. 7—10. Einfluß der Konzentration der Knop'schen Nährlösung und der Jahreszeit.

Fig. 7 in $\frac{1}{10}$ (0,0175%) K. N. vom 1. VI.— 29. VI. 18.

Fig. 8 in $\frac{1}{2}$ (0,0875%) K. N. vom 1. VI.— 29. VI. 18.

Fig. 9 in $\frac{1}{10}$ (0,0175%) K. N. vom 9. VIII.— 1. IX. 18.

Fig. 10 in $\frac{1}{2}$ (0,0875%) K. N. vom 9. VIII.— 1. IX. 18.

Fig. 11—12. Einfluß von CO₂. Versuch vom 9. VIII. bis 1. IX. 18.

Fig. 11. $\frac{1}{10}$ K. N. + 10% CO₂ (vgl. Fig. 9: Kontrolle in gewöhnlicher Zimmerluft).

Fig. 12. $\frac{1}{2}$ K. N. + 10% CO₂ (vgl. Fig. 10: Kontrolle in gewöhnlicher Zimmerluft).

Tafel II.

Coelastrum proboscideum:

Einfluß der Konzentration der Knop'schen Nährlösung und der Jahreszeit.

- Fig. 1 in $\frac{1}{10}$ (0,0175 ‰) K. N. vom 28. V. — 26. VI. 18.
 Fig. 2 in $\frac{1}{2}$ (0,0875 ‰) K. N. vom 28. V. — 26. VI. 18.
 Fig. 3 in $\frac{1}{20}$ (0,00875 ‰) K. N. vom 22. VI. — 22. VII. 18.
 Fig. 4 in $\frac{1}{5}$ (0,035 ‰) K. N. vom 22. VI. — 22. VII. 18.
 Fig. 5 in $\frac{1}{2}$ (0,0875 ‰) K. N. vom 22. VI. — 22. VII. 18.
 Fig. 6 in 5 (0,875 ‰) K. N. vom 22. VI. — 22. VII. 18.

Tafel III.

Fig. 1—3. Coelastrum proboscideum.

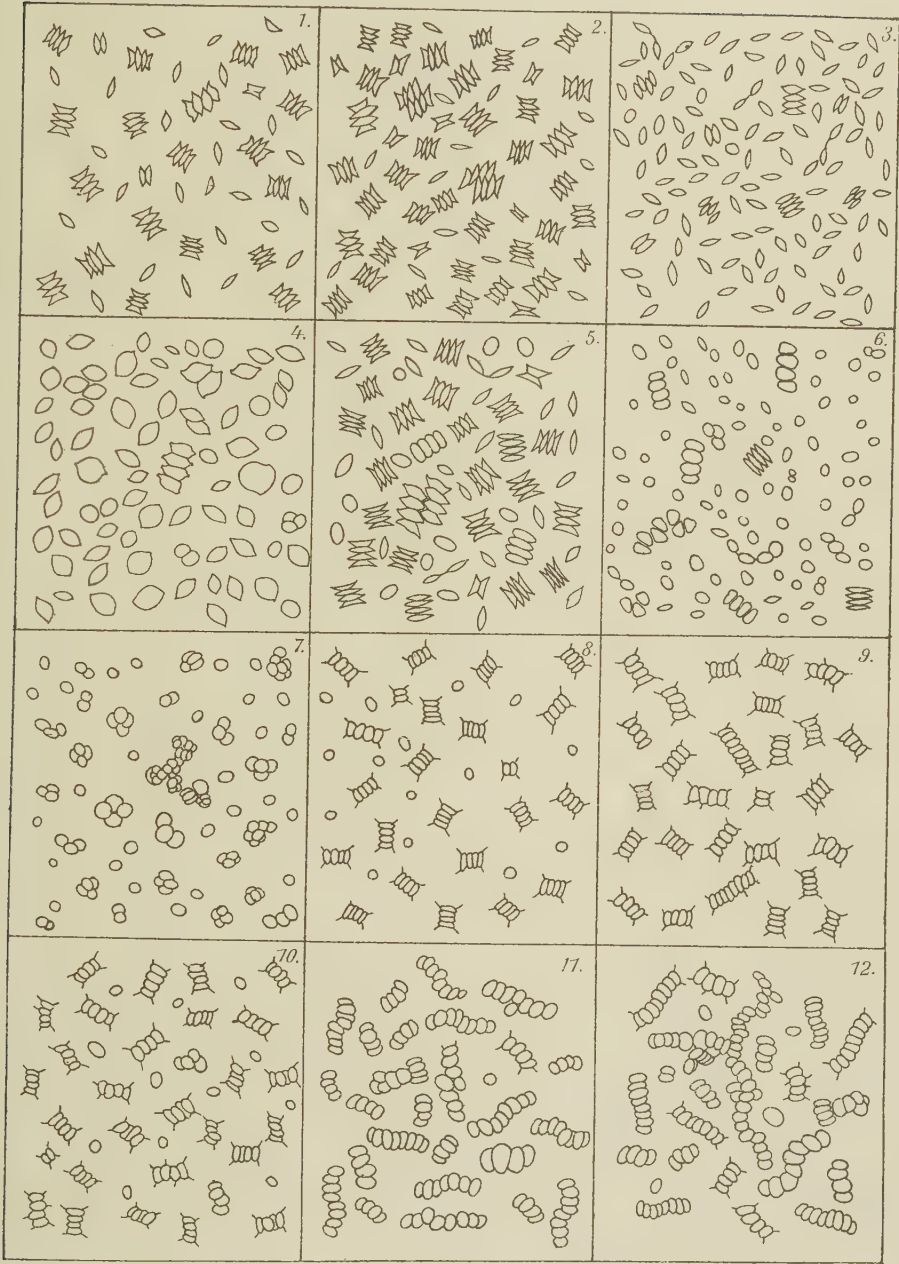
Einfluß der Konzentration der Knop'schen Nährlösung und der Jahreszeit.

- Fig. 1 in $\frac{1}{5}$ (0,035 ‰) K. N. vom 1. IX. — 30. IX. 18.
 Fig. 2 in $\frac{1}{2}$ (0,0875 ‰) K. N. vom 1. IX. — 30. IX. 18.
 Fig. 3 in 5 (0,875 ‰) K. N. vom 1. IX. — 30. IX. 18.

Fig. 4—6. Coelastrum reticulatum.

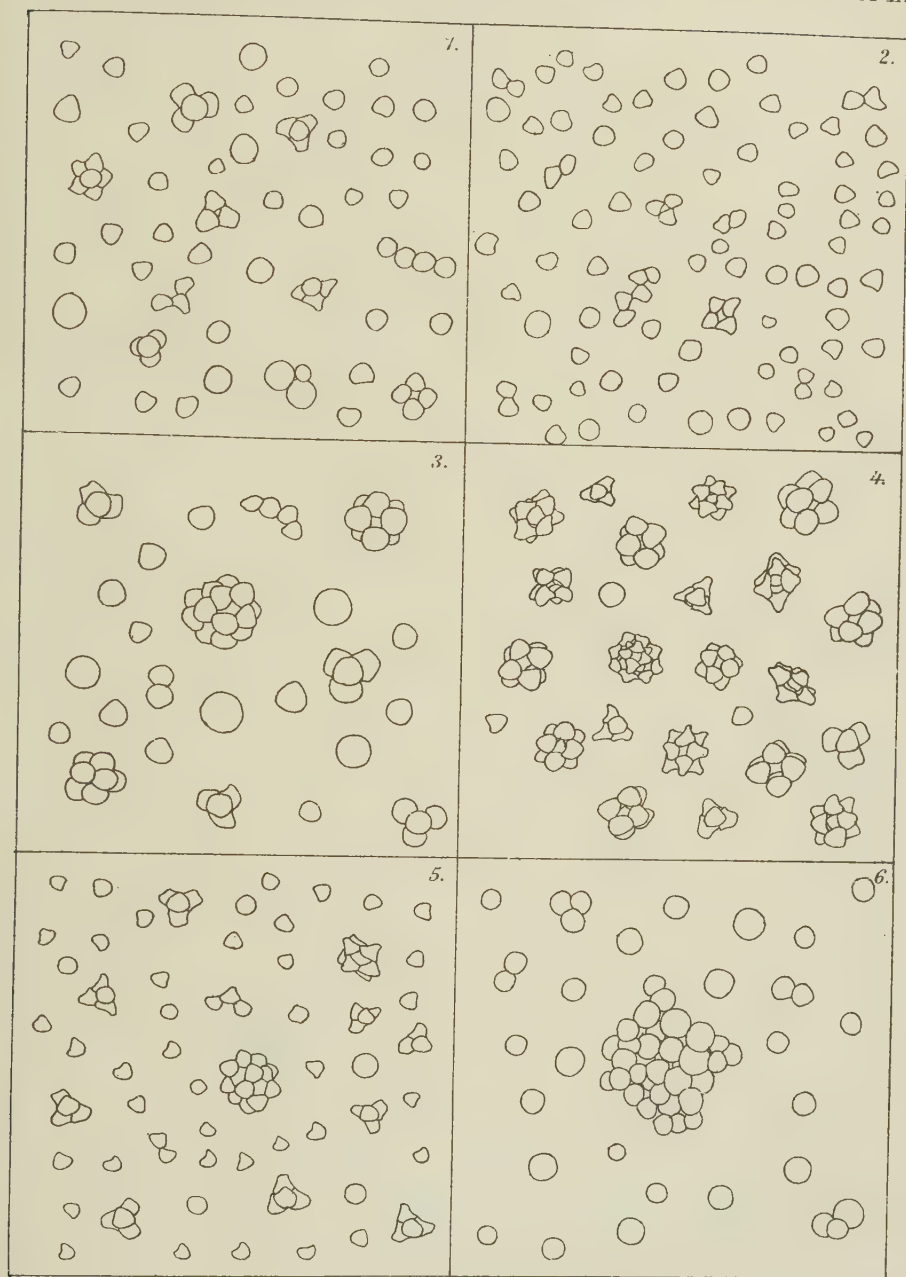
Einfluß der Konzentration der Knop'schen Nährlösung.

- Fig. 4 in $\frac{1}{20}$ (0,00875 ‰) K. N. vom 25. VII. — 24. VIII. 18.
 Fig. 5 in $\frac{1}{3}$ (0,0583 ‰) K. N. vom 25. VII. — 24. VIII. 18.
 Fig. 6 in 5 (0,875 ‰) K. N. vom 25. VII. — 24. VIII. 18.



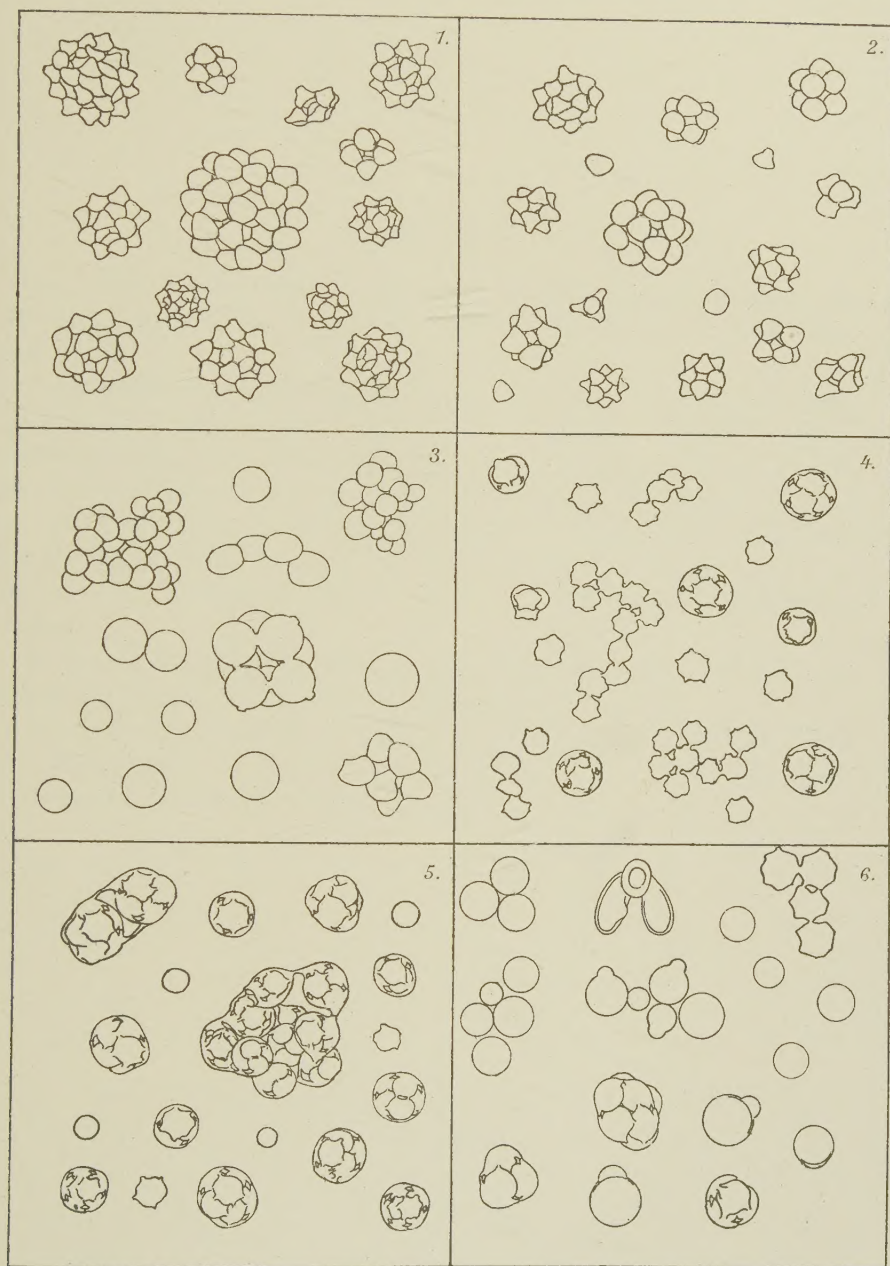
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.

Vita.

Der Verfasser, Emanuel Großmann, wurde geboren in Basel am 12. Juli 1894 als Sohn des Wilhelm Großmann-Gysin, Magaziner, aus Basel.

Nach Absolvierung der hiesigen Primarschule, des untern und obern Gymnasiums, erhielt er im April 1913 das Zeugnis der Reife. Seine ganze darauffolgende Ausbildung in den Naturwissenschaften erfolgte an der Universität Basel. Am Ende des Sommersemesters 1915 erwarb er sich das Diplom eines Lehrers für naturwissenschaftliche Fächer. Im Frühjahr 1917 begann er unter Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Senn die vorliegende Arbeit, die er im Herbst 1918 abschließen konnte.

Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren und Dozenten:

W. Bally, K. Bassalik, G. Braun, A. Buxtorf, F. Fichter, R. Flatt, A. Hagenbach, F. Heman, C. Janicki, H. Preiswerk, H. Rupe, C. Schmidt, G. Senn, P. Steinmann und F. Zschokke.
